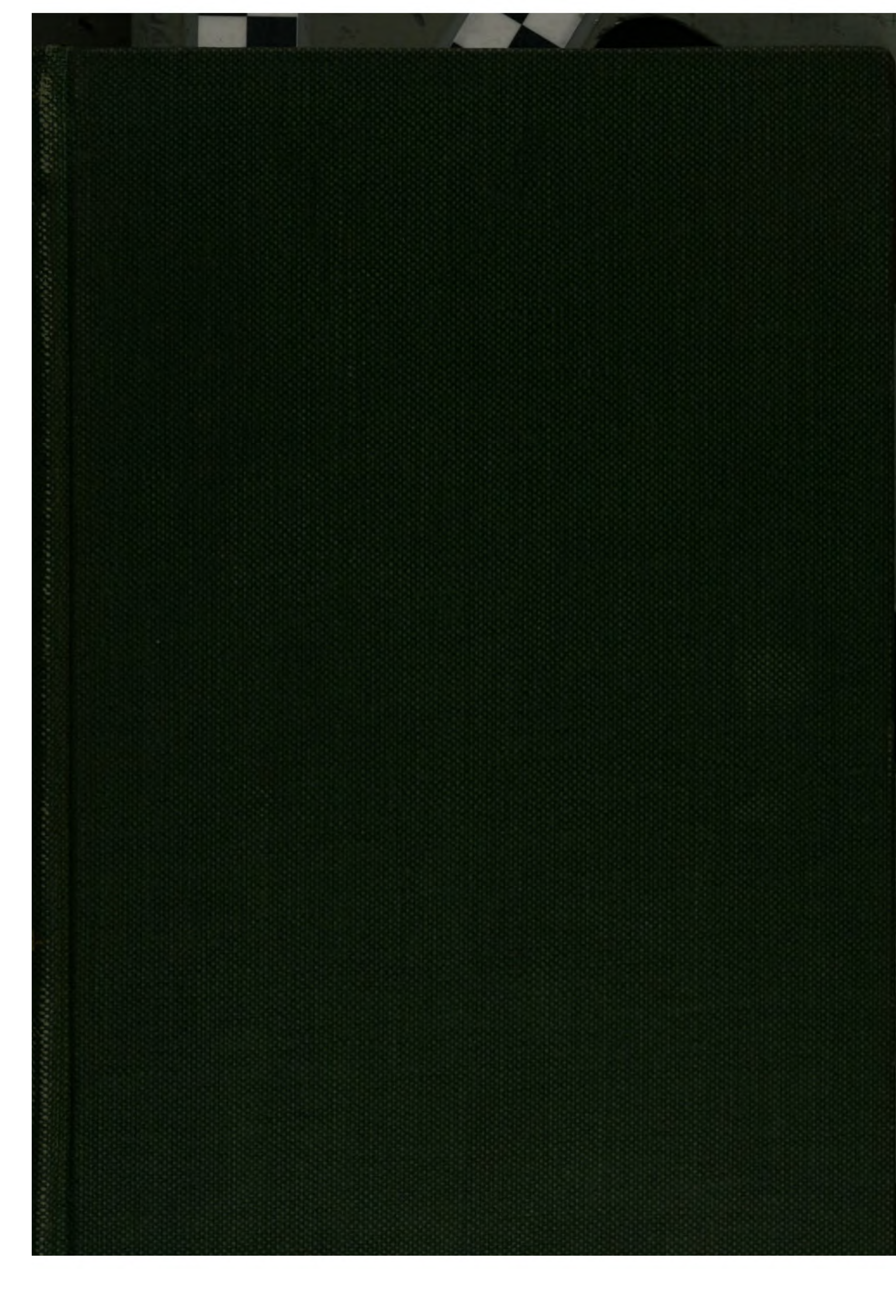
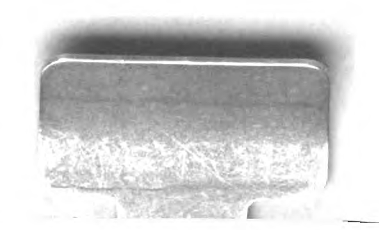


G.H. Boot





MONOGRAPHIEN AUS DEM GESAMTGEBIETE DER NEUROLOGIE UND PSYCHIATRIE
HERAUSGEGEBEN VON
O. FOERSTER-BRESLAU UND K. WILMANNS-HEIDELBERG
HEFT 43

[M]YELOGENETISCH-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN ZENTRALEN ABSCHNITT DER SEHLEITUNG

VON

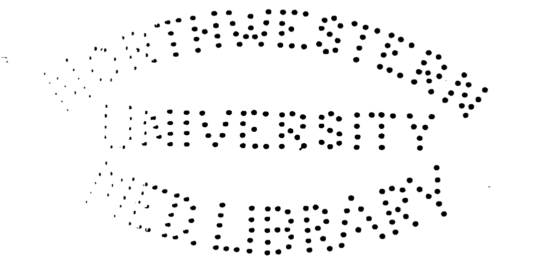
DR. PHIL. ET MED. RICHARD ARWED PFEIFER
OBERASSISTENT DER KLINIK UND A. O. PROFESSOR FÜR PSYCHIATRIE
UND NEUROLOGIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

MIT 119 ZUM TEIL FARBIGEN ABBILDUNGEN

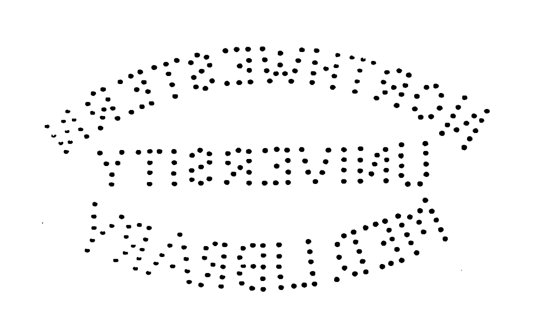


BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1925

AUS DEM HIRNANATOMISCHEN INSTITUT DER PSYCHIATRISCHEN UND NERVENKLINIK DER UNIVERSITÄT LEIPZIG UNTER TEILWEISER BENUTZUNG DER VON HERRN GEH.-RAT FLECHSIG ANGELEGTEN SAMMLUNG MYELOGENETISCHER PRÄPARATE



Inhalt.





A. Einleitung.

Der nachstehende Versuch einer anatomischen Darstellung der Sehstrahlung baut sich auf eine 40jährige Literatur auf. Die Problemstellung ist ganz natürlich entstanden während der Bearbeitung des zentralen Abschnittes der Hörleitung mit myelogenetisch-anatomischen Hilfsmitteln. Es läßt sich ein einzelnes Fasersystem nicht verfolgen ohne genaueste Kenntnis seiner Nachbarschaft. Die Hörleitung fand ich auf ihrem Wege durch die innere Kapsel eingepfercht zwischen Taststrahlung und Sehstrahlung, und es war unmöglich, die erstere anatomisch abzugrenzen ohne Berücksichtigung des Verlaufs der beiden letzteren. Die Erfahrungen am Präparat ließen mich über die betrachteten Systeme eigene Ansichten gewinnen, die von den in der Literatur bisher niedergelegten zum Teil abweichend sind. Ihre Mitteilung erschien mir wertvoll, sofern selbst gegensätzliche Meinungen anderer Autoren untereinander dem Verständnis dadurch nähergerückt werden und sich gemeinsamen Gesichtspunkten unterordnen lassen. Dabei wird manches, was anderweit aus der Vielheit der Literaturangaben zu abstrahieren versucht worden ist, hier seine anschauliche Darstellung finden, um zweckmäßig als Ausgangspunkt zur weiteren Diskussion des hier in Rede stehenden schwierigen Problems zu dienen.

B. Historische Vorbemerkungen.

Ohne die Wichtigkeit der historischen Entwicklung des Problems vom Verlauf der Sehstrahlung zu verkennen, schien es mir doch ratsam, mich in bezug auf die Literaturangaben auf das Notwendigste zu beschränken. Ganz abgesehen davon, daß ein Notstand auf diesem Gebiet nicht existiert, da gute Zusammenstellungen bei v. Monakow, Henschen, Wilbrand, Lenz, Best[1]) und anderen Autoren zu finden sind, würde ein solcher Ballast die Klarheit einer anatomischen Darstellung nur verwischen. Gleichwohl sind einige wichtige Angaben erforderlich. Das Versenken in ein wissenschaftliches Milieu läßt wohl in jedem neuartig erscheinende Einfälle entstehen, die sich bei der Nachprüfung dann als richtig oder falsch erweisen. Da auch die Anatomie ohne leitende Gesichtspunkte nicht auskommt, ist es nicht nur interessant, sondern für die Fortentwicklung des Problems äußerst wichtig, inwiefern historisch befestigte Richtlinien noch Geltung haben. Demgemäß wird der Vollständigkeit einer Übersicht bereits damit Genüge getan sein, daß diejenigen Forscher genannt werden, deren Auffassung vom Gesamtverlauf des zentralen Abschnittes der Sehleitung eine Selbständigkeit zukommt. Daß ich mich dabei im wesentlichen auf die letzten vier Jahrzehnte beschränken konnte, hat seinen Grund in dem allgemeinen Aufschwung der Naturwissenschaften in dieser Zeit, der auch der

[1]) Der letzte Autor berücksichtigt eingehend die Kriegsliteratur.

Erforschung des menschlichen Gehirns zugute kam. Was vorher liegt, kann schon wegen der unzulänglichen Methodik nur kritisch bewertet werden.

1. v. Monakows Lehre über die mehr oder weniger dezentralisierte Lokalisation der Sehfunktionen im Gehirn.

Unsere heutige Kenntnis von dem Verlauf der optischen Bahnen und ihrer Endigungsweise in der Großhirnrinde wird von Grundanschauungen getragen, deren eine durch v. Monakows Lehre von der mehr oder weniger dezentrali-

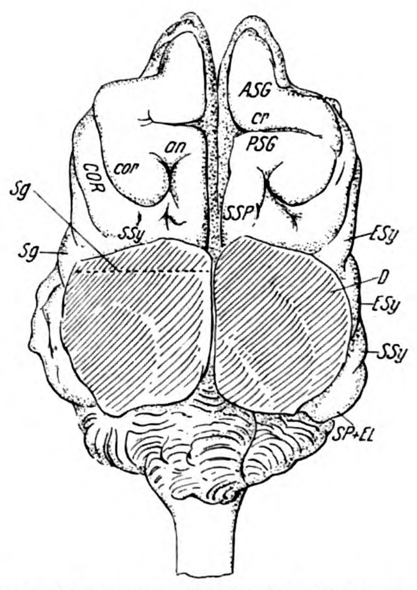


Abb. 1. Totalexstirpation der Sehsphäre beim Hund mit Verwüstung ausgedehnter Flächen der lateralen Occipitalrinde als ganz unnötiger Nebenverletzung. Oberfläche des Hundegehirns 08 von Munk. Eines der durch v. Monakow histologisch bearbeiteten Präparate. Der Hund war total blind. Es ist sehr zweifelhaft, ob er es lediglich durch Rindenexstirpation geworden war oder nicht vielmehr durch Totalunterbrechung der Sehstrahlung.

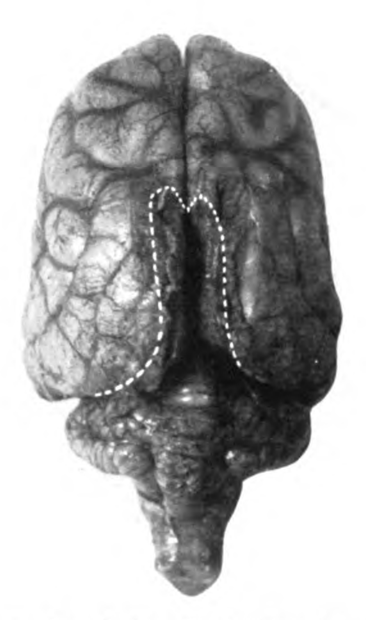


Abb. 2. Doppelseitige Exstirpation der Area striata beim Hund unter möglichster Vermeidung von Nebenverletzungen nach Minkowski. Optische Reflexe: an beiden Augen dauernd fehlend. Sehen: Beide Augen dauernd vollkommen blind.

sierten Lokalisation der Sehfunktionen im Gehirn gegeben ist. Die glänzende Literaturbeherrschung und die enzyklopädische Bearbeitung des Problems haben v. Monakows Ansichten von vornherein eine große Verbreitung gesichert. Gleichwohl haben sich zahlreiche Forscher und insbesondere die deutschen Ophthalmologen nicht für die Theorie v. Monakows erwärmen können, zumal die Kriegserfahrungen die Annahme einer strengen Lokalisation zu rechtfertigen scheinen. So stolz der Bau v. Monakows sich erheben mag, in seinen Fundamenten hat er zwei schwache Stellen, die in der Tragfähigkeit versagten und auf die hier ausdrücklich hingewiesen werden soll. Vertrauend auf die physiologischen Experimente von Munk nahm v. Monakow in seinen experimentell anatomischen Versuchen die Ausbreitung der corticalen Sehsphäre beim Tier

über einen großen Teil der Konvexität des Hinterhauptlappens an und zog verallgemeinerte Schlüsse daraus auf den Menschen. Wir wissen heute, daß sich die corticale Sehsphäre mit größter Wahrscheinlichkeit an die Grenzen der Area striata der Großhirnrinde hält. Dieser Bezirk liegt aber vorwiegend an der Medianseite des Hinterhauptlappens, und zwar schon beim Hund. Munk und später v. Monakow befanden sich also mit ihrem Operationsgebiet an falscher Stelle, meist völlig außerhalb der corticalen Sehsphäre oder doch nur in deren Randgebiet. Die operativ ausgelösten Sehstörungen waren dementsprechend weniger cortical bedingt als subcortical durch Unterbrechung der Sehstrahlung hervorgerufen, die zum Teil dicht unter der Konvexität des Hinterhauptlappens hinzieht. Die Diskrepanz zwischen Lage des Operationsgebietes und Operationserfolg konnte nun zwar v. Monakow nicht verborgen bleiben, aber er fand sich mit Erklärungen ab, die damals befriedigend erschienen. Irrtümlich nahm er an, daß bei den Tieren die anatomische Sehsphäre über die Grenzen, die ihr Munk angewiesen hatte, hinausgehe, d. h. größer sein müsse als ursprüglich gefunden worden war. Da selbst Hunde, die über die von Munk angegebenen Grenzen der Sehsphäre hinaus entrindet waren, sich nicht als blind erwiesen bzw. es nicht dauernd blieben, kam v. Monakow zu einer Auffassung von den Restitutionsvorgängen im Gehirn, die eine eng umschriebene Lokalisation sehr fraglich machte. Er entwickelte ganz neu seine Diaschisistheorie, nach der allein durch die Schockwirkung von der Verletzungsstelle weit entfernt gelegene Rindenpartien außer Funktion gesetzt werden sollten. Im Grunde genommen war damit das Lokalisationsprinzip aufgegeben und die Auffassung von der Dezentralisation der Gehirnfunktion proklamiert. v. Monakow hat nun zwar später dagegen Einspruch erhoben, daß er jede Lokalisation in Abrede gestellt habe. Wir finden in seinen Schriften indes Stellen, die nach dieser Richtung hin gar nicht mißverstanden werden können. Er sagt 1902: „Heute wissen wir, daß eine so verwickelte Funktion wie der Sehakt, selbst in ihren gröberen Bestandteilen, keineswegs ausschließlich an einen Hirnteil gebunden sein kann und auch dann nicht, wenn diese Funktion nach Läsion dieses Hirnteiles stark beeinträchtigt oder aufgehoben wird.“ „Es scheint sicher zu sein, daß die Grenzen der Sehsphäre weder beim Menschen noch bei den Tieren irgendwie mit der Lage der Furchen zusammenfallen oder mit diesen überhaupt etwas zu tun haben. Die Grenzen sind jedenfalls relativ verschwommen, sie klingen gegen die Nachbarbezirke allmählich ab.“ Die Beschränkung der Sehsphäre auf eine Regio calcarina mit histologisch typischem Rindenbau (Sehrinde), wie es Henschen will, lehnt v. Monakow ab. Und 1905: „Es muß betont werden, daß, wenn auch die Sinnessphären zweifellos die Eintrittspforten für die Erregungswellen der betreffenden Sinnesorgane darstellen, die aus der Erregung der Sinnessphären sich ableitenden psychischen Vorgänge durchaus nicht ihre Schranken auch nur halbwegs in den Grenzlinien der Sinnessphären zu finden brauchen. Viel näher steht die Auffassung, daß die bei den psychischen Prozessen beteiligten Neuronenkomplexe und andere graue Massen (wenn auch in ungleichmäßiger Weise) über die ganze Rinde sich erstrecken, derart, daß z. B. eine gewisse Repräsentation der optischen Erregungswellen, wenn auch in transformierter Weise, selbst in den entlegensten Abschnitten des Cortex sich vorfindet.“ Es kann nicht strittig sein, daß, wenn eine gewisse Repräsentation der optischen Erregungswellen sich selbst in den entlegensten

Abschnitten des Cortex vorfindet[1]), dies nicht für eine zentralisierte Form der Lokalisation der Gehirnfunktionen spricht, sondern für eine völlige Dezentralisation. Heute wissen wir, daß die Exstirpation eines sehr viel kleineren Rindenbezirkes als selbst Munk annahm, eines Bezirkes, der allerdings ganz vorwiegend an der Medianseite des Hinterhauptlappens gelegen und in seinem histologischen Bau durch die Area striata ausgezeichnet ist, genügt, um Hunde völlig und dauernd blind zu machen. Gegenüber dieser heute feststehenden Tatsache hat v. Monakow 1902 noch behauptet: „Für eine Ausdehnung der Sehsphäre auch auf die laterale Partie des Occipitallappens bei den höheren Säugern überhaupt sprechen die experimentell anatomisch gewonnenen Resultate, daß zur Erzeugung einer vom Cortex aus maximal zu erreichenden sekundären Degeneration in den primären optischen Zentren (bei Hund und

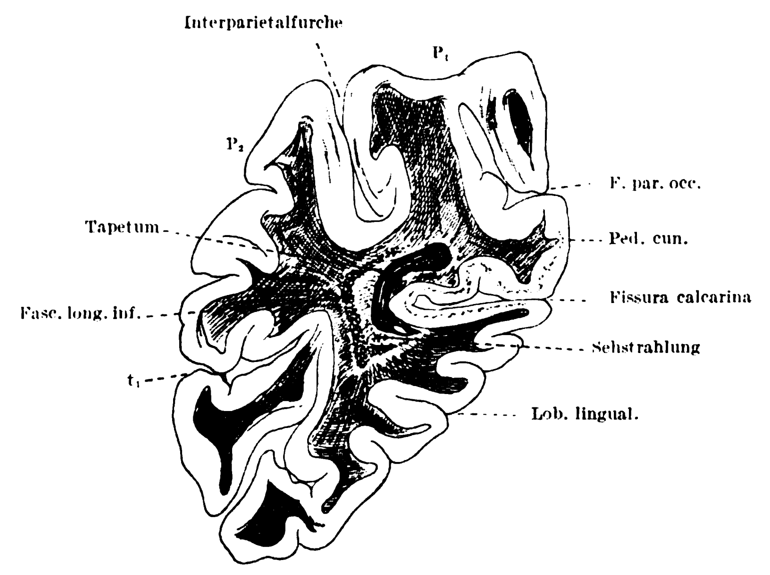


Abb. 3. Frontalschnitt durch den Parietooccipitallappen einer gesunden 35jährigen Frau nach v. Monakow. Das Stratum sagittale internum als eigentliche Sehstrahlung aufgefaßt.

Affen) die Mitentfernung der lateralen Occipitalrinde ebenso unerläßlich ist wie zur Erzeugung einer kompletten Rindenblindheit."

Ein zweiter Ausgangspunkt der v. Monakowschen Forschung, welcher späterer Kritik nicht Stand gehalten hat, ist die Verlegung der Sehstrahlung in das Stratum sagittale internum nach Sachs. Das sagittale Markblatt des Schläfenlappens (Gratiolets Strahlung) enthält nach Sachs von außen nach innen drei Schichten: Das Stratum sagittale externum, das Stratum sagittale internum und das Stratum sagittale mediale oder in der gleichen Reihenfolge nach Flechsig: Die primäre Sehstrahlung (sensorisch-optische Leitung), die sekundäre Sehstrahlung (motorisch-optische Leitung) und die Balkenschicht. Die Forschungen v. Monakows wiesen in die Richtung, daß die optischen Leitungen vorwiegend in der mittleren Schicht (Stratum sagittale internum nach Sachs, sekundäre Sehstrahlung nach Flechsig) enthalten sei, eine

[1]) Übrigens eine reine Hypothese.

Auffassung, die in der folgenden von v. Monakow bevorzugten Terminologie ihren Ausdruck fand: Tapetum (Stratum sagittale mediale nach Sachs, Balkenschicht nach Flechsig), Radiatio optica (Stratum sagittale internum nach Sachs, sekundäre Sehstrahlung nach Flechsig) und Fasciculus longitudinalis inferior (Stratum sagittale externum nach Sachs, primäre Sehstrahlung nach Flechsig). „Hinsichtlich des Verlaufs der die Sehsphäre mit den primären optischen Zentren verknüpfenden Fasermassen läßt sich feststellen", sagt v. Monakow, „daß dieselben vor allem im ventralen Abschnitt des sagittalen Markes, medial von der sog. Tapete begrenzt, verlaufen"[1]. „Die Fasern der sog. Balkentapete halte auch ich schon mit Rücksicht auf meine Experimente an der Katze für Assoziationsfasern, die den Occipitallappen teils mit dem Parietal- und teils mit dem Frontallappen verbinden (Fasc. long. sup.). An normalen Gehirnen sieht man, daß diese Faserbündel schon in den Ebenen der hinteren Zentralwindung aufhören, ein geschlossener Faserzug zu sein, und daß sie sich von hier an zu zerstreuen beginnen. Das Querschnittsfeld der mittleren Schicht (Rad. optica) bildet das von mir mehrfach besprochene Areal der Sehstrahlungen[2]; der Stiel des Corp. gen. ext. ist, um es nochmals hervorzuheben, im ventralen Abschnitt zu suchen. — Der lateralste Querschnitt (Fasc. long. inf.) enthält zweifellos Fasern von sehr verschiedener Herkunft. Im ventralen Teil desselben liegt eine Zone, in welche die Verbindungsfasern zwischen Occipitalhirn und Temporalwindungen verlegt werden müssen; die bezüglichen Fasern zerstreuen sich bald. In den mehr frontal gelegenen Schnittebenen verläuft in dem entsprechenden Faserareal der Stiel des Corp. gen. int. wenigstens teilweise." Mit diesen hier zuerst inaugurierten Ansichten hat sich dann v. Monakow auf Jahre hinaus festgelegt, vor allem in der Behauptung, die corticopetal leitenden optischen Bahnen verliefen ganz vorwiegend in der mittleren Schicht der Gratioletschen Strahlung, mit anderen Worten, das Stratum sagittale internum nach Sachs sei die Radiatio optica im engeren Sinne.

Je mehr aber nun der zuerst von Burdach so benannte Fasciculus longitudinalis inferior seines Charakters als langes Assoziationssystem zwischen Hinterhauptpol und Schläfenlappen entkleidet wurde, desto mehr gewann dieses System theoretisch an Aufnahmefähigkeit für optische Projektionssysteme. Heute stimmen die meisten Autoren in der Annahme überein, daß die corticopetale Sehbahn zum allergrößten Teil, wenn nicht ausschließlich, im Stratum sagittale externum verläuft. Wenn nun v. Monakow in seinen letzten zusammenfassenden Arbeiten den neueren Anschauungen Rechnung getragen hat, so muß doch festgestellt werden, daß dieser Wandel weniger in Konsequenz der eigenen Forschung sich vollzog, als in Anlehnung an andere Autoren, deren Befunde v. Monakow bestätigen konnte. Es liegt auf der Hand, welche Mißverständnisse bei der Deutung pathologischer Befunde entstehen mußten, wenn man die Sehstrahlung, die vorwiegend im Stratum sagittale externum verläuft, im Stratum sagittale internum sucht und demzufolge im Stratum sagittale internum gefundene Degenerationen auf die Sehstrahlung bezieht. Rein zufällig kann es nur geschehen, daß dann die Beschreibung des Verlaufs der Sehstrahlung auch einiges Richtige enthält.

---

[1]) Von mir gesperrt. [2]) Von mir gesperrt.

Abgesehen von den Theorien, in die v. Monakow seine Befunde gekleidet hat, soll der Reichtum grundlegender anatomischer Einzelbeobachtungen in den Arbeiten v. Monakows unumwunden anerkannt werden. Ich gebe eine Zusammenstellung derselben, soweit sie mir wichtig erschienen, im nachstehenden wieder und bediene mich vorzugsweise wörtlicher Zitate.

1881. v. Monakow begann seine Forscherlaufbahn mit der wichtigen Entdeckung, „daß durch Exstirpation circumscripter Portionen der Hirnrinde des Kaninchens isolierte Atrophien von Kernen des Thalamus opticus zustande gebracht werden können". In einem speziellen Fall entsprach das Operationsfeld einer der Munkschen Sehsphäre beim Hunde analogen Stelle. „Der Operationserfolg bestand in ausgedehntem Schwund der Marksubstanz in der Umgebung der operierten Stelle, des hintersten Teiles der linken inneren Kapsel, ferner in hochgradiger Atrophie des linken Corp. gen. ext., des zugehörigen Tractus opticus-Anteils, des Tractus peduncul. trans. und in einer Atrophie des äußeren Stratums des lateralen linken Thalamuskerns. Endlich erschien auch der linke vordere Zweihügel etwas abgeflacht. Im übrigen zeigten sich alle Bahnen vollständig intakt." Nach seinem Ermessen sind die zum Schwunde gebrachten Bahnen „keine anderen als die beim Menschen und bei den höheren Säugetieren vom Pulvinar und vom Corp. genicul. ext. in die Occipitalgegend führenden, nämlich die Gratioletschen Fasern" (42).

„Die Corpora geniculata externa und interna sind analoge Gebilde wie die Kerne des Sehhügels und sollten zu letzteren gerechnet werden" (43)[1].

1883. Nach morphologischen und histologischen Studien am äußeren Kniehöcker vergleicht v. Monakow die Operationserfolge nach einseitiger Enucleierung eines Auges beim Kaninchen mit denen nach Abtragung der Zone A (analog Munks Sehsphäre beim Hund) und findet nach beiderlei Eingriffen als gemeinsame graue Region den äußeren Kniehöcker von der Atrophie ergriffen. Dieses Verhalten war „der anatomische Beweis, daß die beiden Bahnen beim Kaninchen in einem gewissen Zusammenhang stehen, und daß die sogenannte Sehsphäre in indirekter Beziehung zur Retina steht". „Durchtrennt man innerhalb des Gratioletschen Faserzuges zufällig den Stiel des Corpus geniculatum externum und des vorderen Zweihügels, so atrophieren neben diesen infracorticalen Gesichtszentren Teile des zugehörigen Stückes Rinde der Zone A." In bezug auf das Kaninchen fand er, „daß der Nervus opticus unter Vermittelung der infracorticalen Zentren speziell mit der dritten und fünften Schicht der Occipitalhirnrinde in enge Beziehung tritt und daß somit diese Schichten vor allen anderen in der Sehsphäre beim Sehakt in Tätigkeit sein dürften" (44).

An der zugehörigen Tafel VII Abb. 7 sieht man indes, daß sich v. Monakow mit der untersuchten Stelle so weit lateralwärts von der Medianebene auf der Konvexität des Gehirns befand, daß ihre Zugehörigkeit zur Sehsphäre nach unserer heutigen Auffassung (Area striata als Kennzeichen) höchst zweifelhaft erscheinen muß. Das gleiche gilt natürlich von den für den Menschen daraus gezogenen Schlüssen.

1885. Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über Beziehungen der corticalen Sehsphäre zu den infracorticalen Opticuszentren führen bei der Katze zu den folgenden Ergebnissen.

„Es steht die mediale Partie der Sehsphäre beinahe ausschließlich mit den lateralen und die laterale mehr mit den medialen Partien der infracorticalen Opticuszentren in Verbindung, mit anderen Worten die Anordnung der Sehsphären-Projektionsbündel in der Haube ist gerade umgekehrt wie die der zugehörigen Rindenzonen. Daraus ergibt sich die auch mit den Resultaten direkter Beobachtung übereinstimmende Tatsache, daß in der inneren Kapsel die mit der medialen Sehsphäre in Verbindung tretenden Bündel mehr caudal-lateral, die aus der lateralen stammenden mehr frontal-medial verlaufen." „Um das Corpus geniculatum externum beim Menschen zu verstehen, muß man seine Form aus derjenigen bei den höheren Säugetieren ableiten. Beim Menschen hat dieses Ganglion gerade die umgekehrte Lage wie z. B. bei der Katze. Durch die mächtige Entwicklung

[1]) Von mir gesperrt.

und Einschiebung des Pulvinars wird der äußere Kniehöcker beim Menschen so verschoben, daß der ursprüngliche mediale Schenkel um die sagittale Achse halbkreisförmig sich drehend, zum lateralen wird, und der ganze Körper ventralwärts gedrängt wird. So erklärt es sich auch, daß das bei der Katze dorsal liegende erste graue Blatt mit den etwas derber geformten Ganglienzellen, das durch einen etwas breiteren Marksaum vom übrigen Körper getrennt ist, beim Menschen ventral zu liegen kommt und statt einer konvexen Form eine gerade bis leicht konkave hat. Die ursprüngliche Birnenform bei der Katze wird auf den Querschnitten durch die Drehung zu einer Hufeisenform beim Menschen. Daß auch die Lage der Einstrahlungsstelle der Projektionsbündel durch dieselbe Dislokation sich ändert, liegt auf der Hand, und es erklärt dies einzelne Verschiedenheiten in dieser Richtung bei Katze und Mensch" (45).

1889. Inzwischen hatte Munk eine Anzahl Gehirne von ihm operierter Hunde an v. Monakow weitergegeben, um durch histologische Untersuchungen die aus den Beobachtungen gezogenen Schlüsse zwingend zu gestalten (46).

1891. Dabei gerät nun v. Monakow in sichtlichen Widerspruch mit den Ergebnissen von Munk. Nach seiner Auffassung geht bei den Tieren die anatomische Sehsphäre über die Grenzen, die ihr Munk angewiesen hat, hinaus (47). Von besonderem Interesse ist ein um diese Zeit mitgeteilter Fall von Alexie.

„62 Jahre alter Landschaftsmaler, früher gesund. 1884 apoplektischer Insult mit vorübergehender rechtsseitiger Parese, mit dauernder inkompletter rechtsseitiger Hemianopsie, Alexie und Paragraphie. Schwächung der visuellen Einbildungskraft. Tod im Jahre 1889. Sektion: Erweichung im linken Gyr. angul. und Praecuneus, Freibleiben des linken Cuneus, sekundäre Degenerationen im dorsalen Abschnitt der linken Sehstrahlungen, im linken Corp. genic. ext., vorderen Zweihügel und im linken Thal. opt. Leichte Atrophie des linken Tract. opt."

Der Fall stützt die Annahme, daß im dorsalen Abschnitte des sagittalen Marks die makulären Bündel verlaufen, eine Erkenntnis, die unter Heranziehung auch dieses Falles später erst durch Nießl v. Mayendorf ventiliert worden ist.

1892. „Wenn die anatomische Sehsphäre oder „Zone der primären optischen Zentren" in demjenigen Rindenbezirk gesucht wird, dessen Läsion eine völlige Vernichtung des Corp. gen. ext., des Pulvinar und eine teilweise Schrumpfung in den oberflächlichen Schichten des vorderen Zweihügels auf der lädierten Seite zu erzeugen imstande ist, so liegt dieser Rindenbezirk vor allem in der Umgebung der Fissura calcarina, d. h. im Cuneus, Lob. lingual. und wahrscheinlich auch in O′ und O″ . . . .

Ich nenne diese ganze, allerdings nicht scharf begrenzte Region Gebiet der Fiss. calc. Der Cuneus, Lobul. lingual. und Gyr. desc. . . . entsprechen nicht ganz dem wirklichen Umfang der Sehsphäre . . . .; die Sehsphäre schließt noch in sich das Rindenareal, welches zu den hinteren Abschnitten von P′ und P″ gehört, jedenfalls aber O′, O″ und O‴. Mit ziemlicher Bestimmtheit ist im weiteren aber den Beobachtungen zu entnehmen, daß die Rindenzone speziell des Corp. gen. ext. größtenteils im Cuneus und Lobul. lingual. zu suchen ist, während der Zone des Pulvinars (und vorderen Zweihügels), namentlich in frontaler Richtung ein größeres Gebiet eingeräumt werden muß.

Hinsichtlich des Verlaufs der die Sehsphäre mit den primären optischen Zentren verknüpfenden Fasermassen läßt sich feststellen, daß dieselben vor allem im ventralen Abschnitt des sagittalen Markes, medial von der sogenannten Tapete begrenzt, verlaufen.

Verfolgen wir diesen für die Existenz des Corp. gen. ext. und des Pulvinars so wichtigen Faserzug in frontaler Richtung, unter Verwertung der sekundären Degeneration als Wegweiser, so entspricht das laterale Mark des Pulvinars und des Corp. gen. ext. der Austrittsstelle der Sehstrahlungen aus den primären Zentren . . . . Von dieser Stelle (dreieckiges Feld von Wernicke) zweigen sich drei Anteile medialwärts in der Richtung der primären Zentren ab. Ein Anteil dringt in den Arm des vorderen Zweihügels und vereinigt sich hier mit Tractusfasern; er legt sich dem Corp. gen. int. dorsal an; der zweite Anteil strahlt in mächtigen Zügen in das Pulvinar ein und der dritte zieht in frontal-medialer Richtung, um in bogenförmigem Verlauf die graue Substanz des Corp. gen. ext. zu durchsetzen; er

nimmt an der Bildung der Laminae medull. teil und erschöpft sich in dem Körper vollständig.

Der dorsale Abschnitt des sagittalen Markes . . . stammt zweifellos aus den vorderen Abschnitten des Parieto-Occipitallappens, d. h. vor allem aus dem Lob. par. sup., dem Gyr. angular., vielleicht auch einzelnen Abschnitten von O' und O'', jedenfalls aber unter Ausschluß der Rinde des Cuneus und des Lobul. lingual . . . .

Zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitt der Sehstrahlungen findet sich eine Übergangszone, in welcher der Stiel aus dem medial-frontalen Drittel des Corp. gen. ext. verläuft; derselbe setzt sich vor allem in Verbindung mit dem medialen Schenkel des äußeren Kniehöckers.

Die verschiedenen Abschnitte der caudal-lateralen Einstrahlung in das Zwischenhirn (hinterer Schenkel der inneren Kapsel) verhalten sich demnach zum Cortex aller Wahrscheinlichkeit nach wie folgt:

1. Die untere Etage enthält die Projektionsfasern aus dem caudal-lateralen Corp. gen. ext., dem caudalen Pulvinarabschnitt, und den oberflächlichen Teilen des vorderen Zweihügels, welche sämtlich in das Gebiet der Fissura calcarina ziehen. Die Projektionsfasern aus dem medial-frontalen Corp. gen. ext. und dem frontalen Pulvinar gelangen wahrscheinlich in die Übergangsstelle des Gebietes der Fiss. calc. und der Windungen P' und P'', d. h. in die vordere Sehsphäre . . . .

2. Die mittlere Etage „beherbergt fast ausschließlich Projektionsfasern, welche dem frontal-medialen Pulvinarabschnitt, der hinteren Gitterschicht und dem lateralen Thalamuskern (caudal-dorsale Partie desselben) entstammen; die zuerst abzweigenden Fasern liegen mehr medial. Das Einstrahlungsgebiet dieses Feldes in der Großhirnoberfläche muß vor allem im Lobus par. super. und Gyr. angular. gesucht werden."

3. Die obere Etage „umfaßt die Projektionsfasern aus etwas weniger caudal gelegenen Abschnitten des lateralen Thalamuskerns und der zugehörigen Gitterschicht. Die bezüglichen Fasern ziehen in mehr frontal liegende Abschnitte von P' und P''."

Hinsichtlich der Schichtung der Gratioletschen Sehstrahlung von innen nach außen hält v. Monakow in Anlehnung an Forel und Onufrowicz folgende Ansicht aufrecht. „Die Fasern der sogenannten Balkentapete" (innere Schicht — Stratum sagittale mediale) „halte auch ich und schon mit Rücksicht auf meine Experimente an der Katze für Assoziationsfasern, die den Occipitallappen teils mit dem Parietal- und teils mit dem Frontallappen verbinden (Fasc. long. sup.). An normalen Gehirnen sieht man, daß diese Faserbündel schon in den Ebenen der hinteren Zentralwindung aufhören, ein geschlossener Faserzug zu sein, und daß sie sich von hier an zu zerstreuen beginnen; . . . .

Das Querschnittsfeld der mittleren Schicht (Rad. optica) bildet das von mir mehrfach besprochene Areal der Sehstrahlungen; der Stiel des Corp. gen. ext. ist, um es nochmals hervorzuheben, im ventralen Abschnitt zu suchen. — Der lateralste Querschnitt (Fasc. long. inf.) enthält zweifellos Fasern von sehr verschiedener Herkunft. Im ventralen Teil desselben liegt eine Zone, in welche die Verbindungsfasern zwischen Occipitalhirn und Temporalwindungen verlegt werden müssen; die bezüglichen Fasern zerstreuen sich bald. In den mehr frontal gelegenen Schnittebenen verläuft in dem entsprechenden Faserareal der Stiel des Corp. gen. int., wenigstens teilweise."

Wilbrand gegenüber hebt er hervor, daß von einer direkten Projektion der Netzhaut zwar auf den äußeren Kniehöcker, nicht aber auf den Cortex im Sinne eines Abklatsches die Rede sein könne. Die Tractusfasern würden im äußeren Kniehöcker sämtlich unterbrochen. Die Bedeutung der Schaltzellen im äußeren Kniehöcker beruhe geradezu auf der Möglichkeit einer Umgruppierung der Reize und einer dadurch bedingten Aufhebung der peripheren Reizfigur. In dieser Einrichtung habe auch das Freibleiben der Macula bei den hemianopischen Sehstörungen seinen Grund, sofern dem makulären Bündel im äußeren Kniehöcker eine maximale Ausstrahlungszone zukäme (48).

1899. Inzwischen hatte nun die myelogenetische Untersuchungsmethode Flechsigs Schule gemacht und v. Monakow fühlte sich nunmehr bewogen, kritisch dazu Stellung zu nehmen. Aus der gegen Flechsig gerichteten Polemik

heben wir folgendes hervor: „Flechsig wirft mir im weiteren vor, daß ich die sekundären Degenerationen unkritisch verwertet und daß ich vor allem die „ausgedehnten schlingenförmigen Umbiegungen zahlreicher Projektionsbündel" im Stirn- und Scheitellappen (da wo der Balken mächtig sei) übersehen habe. Ich bemerke, daß ich nach solchen nachträglich noch gesucht habe, sie aber weder an den pathologischen Präparaten beim Menschen, noch an Präparaten von normalen Kindergehirnen (neugeborenen und drei und vier Monate alten) finden konnte. Nach meinen Beobachtungen schlagen die Bündel im Großhirn stets den kürzesten Weg ein." Diese Behauptung v. Monakows dürfte heute wohl überholt sein. Die Gehirnbahnen legen noch viel verschlungenere Wege zurück als Flechsig damals angenommen hat. Es bedarf dazu nur des Hinweises auf die Abbildungen in der vorliegenden Arbeit. v. Monakow untersucht nun Schnittserien myelogenetischer Präparate und kommt dabei zu einem recht wichtigen Resultat.

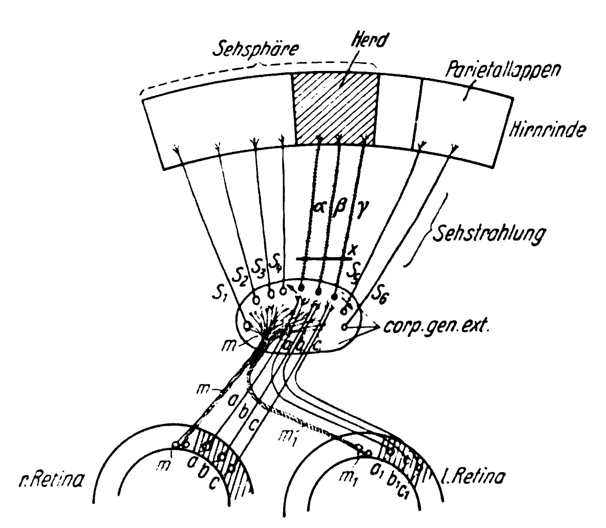


Abb. 4. Rohes Schema der zentralen optischen Verbindungen mit Rücksicht auf die Repräsentation der verschiedenen Netzhautsegmente auf das Corpus geniculatum externum und mit Rücksicht auf das Freibleiben der Macula bei der corticalen Hemianopsie nach v. Monakow. a, b, c Wurzelneurone des N. opt. aus der rechten Retina. a_1, b_1, c_1 Wurzelneurone aus der homonymen Partie der linken Retina. m Rechte Maculaneurone. m_1 Linke Maculaneurone. s_1, s_2, s_3, s_4 usw. Sehstrahlungen. α, β, γ Unterbrochene Sehstrahlungsneurone. Während die übrigen Netzhautpunkte in einfacher Reihenfolge im Corpus geniculatum externum ihre Vertretung finden, zerstreuen sich die Maculafasern im ganzen Körper. Eine gekreuzte optische Faser endigt je neben einer ungekreuzten.

„Rekapitulieren wir kurz den histologischen Befund beim 3½monatigen Kindergehirn, so bestätigt derselbe im großen und ganzen das, was sich auch am Gehirn des Erwachsenen sehen ließ, nur sind hier alle Details wegen des Fehlens des Markes bei der Mehrzahl der Assoziationsfasern viel durchsichtiger als dort[1]). Was beim erwachsenen Gehirn nicht gelang, nämlich die isolierte Verfolgung einzelner markhaltiger Bündel auf weitere Strecken, das war hier zu beobachten möglich und so ließ sich z. B. der Nachweis, daß Nervenfortsätze aus dem Markkörper des Gyr. angular. und supramarginalis bis in das Stratum sagittale internum (dorsale Etage) sich erstrecken, mit Sicherheit erbringen. Immerhin war ein solcher direkter Übergang einzelner Nervenfäden in das sagittale Mark im ganzen nur selten festzustellen, wenn schon die Verlaufsrichtung ganzer Bündel in dem angedeuteten Sinne im allgemeinen nicht zu verkennen war."

Wieder figuriert hier das Stratum sagittale internum als Radiatio optica propria und nur diesem Zustande ist es zu verdanken, daß v. Monakow Stabkranzfasern aus dem Gyrus angularis in die von ihm sogenannte „eigentliche Sehstrahlung" zu verfolgen vermag.

[1]) Von mir gesperrt!

Über die ziemlich scharfe Abgrenzung des sagittalen Markes gegen den übrigen lateralen Markkörper beim erwachsenen menschlichen Gehirn teilt v. Monakow noch folgendes mit:

„Der Fasc. longitud. inf. ist von den drei vertikalen Segmenten der mächtigste, wenigstens in den vorderen (frontal gelegenen) Ebenen des Occipitallappens. Er besteht aus den dicksten Fasern (Sachs), die dicht aneinander geschlossen, sagittal, resp. von oben her schräg und dann sagittal (dorsale Etage) verlaufen. Die Gliaelemente sind hier im ganzen spärlich. In dieses Strat. sagittale ext. sieht man von allen Seiten der Konvexität (speziell auch von den ventralen Temporalwindungen) radiäre Bündel, die indessen in ziemlichen Abständen voneinander entfernt sind, einstrahlen. Ganz besonders deutlich ist die Einstrahlung in den Übergangsebenen des Gyr. angul. in den Gyr. supramarg. aus dem der zweiten Temporalfurche angehörenden Markkörper. Aber auch aus der Richtung des Markkegels des Gyr. angul. und des Gyr. supramarg. sieht man deutlich radiäre Fasern zunächst in die dorsale Etage des Fasc. longitud. inf. übergehen, worauf auch schon Sachs und Déjérine aufmerksam gemacht haben. Ob alle diese Fasern, resp. wie viele derselben später in die Sehstrahlungen und in die innere Kapsel gelangen, läßt sich selbstverständlich bei dem Faserwirrwarr in der Nähe der hinteren Kapsel nicht entscheiden.

Das mittlere sagittale Segment der Sehstrahlungen, das Strat. sagittale int., welches die eigentlichen Sehfasern zum großen Teil in sich birgt, verrät in seiner Architektonik ein vom Fasc. longitud. inf. völlig verschiedenes Bild. Es ist von diesem wie von der Balkentapete ziemlich scharf, und zwar dadurch abgegrenzt: a) daß die bezüglichen Nervenfasern ein viel zarteres Kaliber haben (Sachs), b) daß die Fasern gruppenförmig (in mehr zerstreuten Faszikeln) angeordnet sind und c) daß zwischen den einzelnen Fasergruppen auffallend viel Gliasubstanz, die netzartig mit dicken Maschen (Glia) angeordnet ist, sich vorfindet. Überdies enthält das Strat. sagittale int. ein weit verbreiteteres Capillarnetz als der Fasc. long. inf. In dieses Stratum ziehen Bündel teils direkt aus den medialen Occipitalwindungen, teils aus der lateralen unter Durchsetzung des Fasc. longitud. inf., welcher quer durch einzelne Fäden durchbrochen wird.

Die Balkentapete oder das mediale Stratum des sagittalen Markes enthält weniger Glia als das Strat. sagittale int.; es setzt sich aus etwas derberen Fasern zusammen als dieses und scheidet sich von diesem hauptsächlich auch dadurch anatomisch ab, daß seine Fasern in aufsteigender Richtung gegen den Seitenventrikel und das Balkensplenium zu verlaufen. Gegen den Ventrikel hin ist es durch eine ziemlich dicke Ependymschicht abgegrenzt. Die Beziehungen zwischen Balkentapete und dem Balkenforceps, welch letzterer den dorsalen Abschnitt, resp. die dorsale Fortsetzung der Balkentapete bildet, sind anatomisch nur schwer näher festzustellen.

Wie bereits hervorgehoben, wächst der Querdurchschnitt des sagittalen Markes von der occipitalen nach der frontalen Richtung hin sukzessive, und zwar jedes der drei Strata für sich. Schon dieser Umstand spricht dafür, daß die Rinde der vorderen Hälfte des Parieto-occipitallappens sich an dem Aufbau dieses Gebildes wesentlich mitbeteiligt. Dieses stetige Wachsen läßt sich doch nur erklären durch das fortwährende Einstrahlen neuer Faseranteile in sagittaler Richtung, und zwar namentlich aus der Gegend des Gyr. angul. und supramarg., ferner aus der Gegend des Gyr. Hippocampi, aus welch' letzterem ziemlich mächtige Ansätze nach vorn hin und ventralwärts erfolgen.

Schon in den Ebenen der longitudinalen Mitte des Unterhornes, also ein ziemliches Stück vor Beginn der hinteren inneren Kapsel, fällt es auf, daß die dorsale Etage des sagittalen Markes im Frontalschnitt nicht mehr aus reinen Quer-, sondern aus schräg und länglich getroffenen Faserbruchstücken zusammengesetzt ist. Je weiter frontalwärts, in um so höherem Grade zeigen sich die Bündel von oben nach unten hin und medialwärts getroffen. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß der Stabkranzfächer in diese Partie schräg lateralwärts einstrahlt. Gegen die retrolentikuläre Partie der inneren Kapsel zu scheidet sich die dorsale Etage von der mittleren inneren mehr und mehr ab, um noch weiter vorn durch die hintersten Fortsätze des Linsenkerns vollends abgetrennt zu werden. Hier wird sie allmählich, unter stetigem Zufluß von Bündeln aus der äußersten Partie des Gyr. supramarg., zum dorsalen Schenkel der inneren Kapsel, allerdings nachdem ein bedeutender Bruchteil der die dorsale Etage in früheren Ebenen zusammensetzenden Fasern längst in das laterale Mark des Pulvinar und auch des Corp. gen. ext. übergegangen ist. Demgegenüber wendet sich das Gros des sagittalen Markes (mittlere und ventrale Etage) in direkter Richtung

gegen die primären optischen Zentren, um in toto, teils in das laterale Mark des Corpus gen. ext. (ventrale Abschnitte), teils in entsprechende Faserabschnitte weiter nach vorn hin (Strahlung aus dem Gyr. Hippocampi) einzutreten." (49).

1902. In der Folgezeit entwickelt sich v. Monakow zu einem Dezentralisten strengster Observanz.

„Heute wissen wir, daß eine so verwickelte Funktion wie der Sehakt, selbst in ihren gröberen Bestandteilen, keineswegs ausschließlich an einen Hirnteil gebunden sein kann und auch dann nicht, wenn diese Funktion nach Läsion dieses Hirnteiles stark beeinträchtigt oder aufgehoben wird." „Es scheint sicher zu sein, daß die Grenzen der Sehsphäre weder beim Menschen noch bei den Tieren irgendwie mit der Lage der Furchen zusammenfallen oder mit diesen überhaupt etwas zu tun haben (ebensowenig wie die Grenzen der anderen „Zonen"). Die Grenzen sind jedenfalls relativ verschwommene, sie klingen gegen die Nachbarbezirke allmählich ab." Die Beschränkung der Sehsphäre auf eine Regio calcarina mit histologisch typischem Rindenbau (Sehrinde), wie es Henschen will, lehnt v. Monakow ab. „Zur Sehsphäre des Menschen rechne ich außer der Regio calcarina, welche den wesentlichsten Abschnitt der Sehsphäre darstellt, noch die 1. bis 3. Occipitalwindung, den ganzen Cuneus, Lobul. lingualis und Gyr. descendens." „Die Frage, ob die laterale Partie des Occipitallappens (O'—O''' beim Menschen) zur Sehsphäre noch gerechnet werden muß oder nicht", bleibt eine offene. Er vertritt die „Auffassung, daß der Repräsentationsbezirk der Stelle des deutlichsten Sehens schon im Corp. gen. ext. und dann vollends in der Sehsphäre (wo die Vertretung eine indirekte ist) nicht ein kleiner inselförmiger, sondern im Gegenteil ein besonders umfangreicher ist, evtl. sogar ein über die Grenzen der Sehsphäre hinausgehender ... Sogenannte makuläre Hemianopsien corticalen Ursprungs gibt es nicht". Wilbrand sei für die von ihm mitgeteilten Fälle den Beweis schuldig geblieben, daß dieser Effekt durch eine corticale Erkrankung hervorgebracht wurde. Wahrscheinlich handele es sich um Läsionen im Tractus opticus. „Die Occipitalrinde enthält (wenn man die Umschaltung im Corp. gen. ext. berücksichtigt) eine ganze Reihe von durch schmale projektionsfaserlose Zonen geschiedene Eingangspforten für die unter Benutzung der Radiatio optica dem Cortex zuzuführenden Lichtwellen (nach Transformation letzterer in den primären optischen Zentren)" (50).

1905. „Es muß betont werden, daß, wenn auch die Sinnessphären zweifellos die Eintrittspforten für die Erregungswellen der betreffenden Sinnesorgane darstellen, die aus der Erregung der Sinnessphären sich ableitenden psychischen Vorgänge durchaus nicht ihre Schranken auch nur halbwegs in den Grenzlinien der Sinnessphären zu finden brauchen. Viel näher steht die Auffassung, daß die bei den psychischen Prozessen beteiligten Neuronenkomplexe und andere graue Massen (wenn auch in ungleichmäßiger Weise) über die ganze Rinde sich erstrecken, derart, daß z. B. eine gewisse Repräsentation der optischen Erregungswellen, wenn auch in transformierter Weise, selbst in den entlegensten Abschnitten des Cortex sich vorfindet."

Das ist die letzte klipp und klare Äußerung des Dezentralisten v. Monakow. In der gleichen Arbeit, wo dieser Satz steht, vollzieht sich ganz allmählich und ohne das Zugeständnis früherer Irrtümer eine von Jahr zu Jahr zunehmend wachsende Annäherung an eine Auffassung über die anatomisch faßbare Lokalisation, die er früher bekämpft hat.

„Der Sehsphärenanteil des Corp. gen. ext. mit den Sehstrahlungen bildet die anatomische Grundlage für die zum Bewußtsein dringenden Lichtreize." Was für Fasern v. Monakow mit diesen „Sehstrahlungen" meint, ist nicht zweifelhaft. „Schon grob makroskopisch sieht man bekanntlich um das Hinterhorn drei Schichten quer und schräg getroffener Fasern: a) die Tapete oder das Stratum sag. mediale, b) die eigentlichen Sehstrahlungen oder das Stratum sag. internum, c) den Fasc. long. inf. oder das Stratum sag. externum." Diesen Sachverhalt bildet v. Monakow auch wiederholt ab (Abb. 3). Gleichzeitig muß er aber der Auffassung anderer Autoren Zugeständnisse machen. „Wenn die Annahme zulässig ist, daß die innerhalb der sagittalen Strahlungen zuerst mit Mark sich umhüllenden Fasern dem Corp. gen. ext. entstammen, dann müßten die eigentlichen Sehstrahlungen (Rad. optica) in den Fasc. long. inf. (primäre Sehstrahlung von Flechsig) und vor allem in die Übergangszone zwischen letzteren und das Stratum sagittale int. (auf

sämtlichen drei Etagen) verlegt werden. Die Erfahrungen mittels der Methode der sekundären Degeneration lassen sich mit diesen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ziemlich gut in Einklang bringen, indem die sekundäre Degeneration bei primärer Läsion im Gebiete des lateralen Kniehöckers sich nicht nur auf das Stratum sag. internum (Rad. opt.), sondern auch auf die benachbarten Abschnitte des Fasc. long. inf. beziehen. Die lateralen Abschnitte des letzteren und zahlreiche andere zerstreut liegende Faszikel, sowohl in diesem als im Stratum sag. int., gehören sicher zu den Assoziationsfasern. Mit anderen Worten, die Projektions-, die Assoziations- und die Balkenfasern mischen sich in den sagittalen Strahlungen in bedeutendem Umfange."

Wir beobachten dabei jene, auch von anderer Seite beanstandete Unbestimmtheit des Ausdruckes, indem v. Monakow mit Radiatio optica bald dasselbe bezeichnet wie Gratiolet, nämlich die Gesamtheit der Sagittalstraten, bald die Faserverbindungen aller drei optischen primären Zentren (äußerer Kniehöcker, Sehhügel, oberer Vierhügel) mit der Rinde, bald nur die Strahlung aus dem Corpus geniculatum externum, bald das Stratum sagittale internum nach Sachs.

Wichtig sind aus jener Zeit noch v. Monakows Ansichten über das Vikariieren anderer Bahnen bei partieller Zerstörung der Sehstrahlung.

„Wenn die Erregung von homonymen Netzhautpartien sich in der grauen Substanz des äußeren Kniehöckers fortpflanzt, corticalwärts indessen auf dem gewöhnlichen Wege nicht befördert werden kann, weil die gewöhnlichen Anknüpfungselemente nebst ihren Sehstrahlungsanteilen unterbrochen, resp. entartet sind (circumscripter Defekt in der Occipitalrinde), so stehen für den Anschluß an die Sehsphäre im Corp. gen. ext. noch andere Wege offen, nämlich die durch die intakten Strahlungsbündel repräsentierten (Abb. 4). Und da bedarf es nur eines verstärkten Reizes, um den Erregungswellen in corticaler Richtung (durch Umschaltung) einen anderen Weg zu erschließen. An die Erschließung anderer Wege darf man hier um so eher denken, als durch Wegfall eines Abschnittes der Sehstrahlungen die übriggebliebenen vermutlich unter günstigere Erregungsbedingungen kommen, indem nun sie allein die ganze Summe der dem äußeren Kniehöcker normaliter zufließenden Reize empfangen" (51).

1914. In einer Reihe von pathologischen Fällen mit Sitz des primären Defektes in der lateralen (konvexen) Partie des Occipitallappens (Zerstörung von O′ bis O″ nebst der dorsalen Etage der Radiatio optica auf dieser Höhe) findet v. Monakow, „daß die sekundäre Degeneration sich im Corp. gen. ext. beschränkte auf den frontomedialen Schenkel des lateralen Kniehöckers, in Fällen mit Sitz in der caudalen und medialen Partie des Occipitallappens (Regio calcarina) dagegen nahezu ausschließlich auf den Spornteil, sowie auf den lateralen Schenkel des Hilusteils". Die Repräsentationszonen der primären optischen Zentren in der Rinde sind folgende: das Corp. gen. ext. in der Regio calcarina, wahrscheinlich auch noch in der hinteren Partie von O′ bis O‴, sicher soweit die Area striata reicht, wahrscheinlich noch darüber hinaus; das Pulvinar im Gyrus angularis und der vordere Vierhügel (oberflächliche Schichten) in einer Zone, welche die vorderen Abschnitte der lateralen Occipitalwindungen und einen Teil des Gyrus angularis umfaßt, mit der Zone des Pulvinar sich aber nicht ganz deckt. „Mit Bestimmtheit geht hervor, daß wenigstens die sogenannten Quadrantenhemianopsien konstant von ganz bestimmten Partien des Occipitallappens aus ihren Ursprung nehmen, und daß, wenn es im Zusammenhang mit einer partiellen Läsion des letzteren zu einer sogenannten Quadrantenhemianopsie kommt (was aber keineswegs eintreffen muß), bei einer Hemianopsia quadrant. inferior der Herd ausnahmslos im vorderen Gebiete und bei einer Hemianopsia quadrant. superior im caudalen Gebiete der Sehsphäre, seinen Sitz hat." „Makuläre und perimakuläre Hemianopsie mit Freibleiben der peripheren Netzhautabschnitte dürfte sich vielleicht um so eher einstellen, je mehr der Herd sich der hinteren Hälfte des Occipitallappens näherte (retroventrikuläres Markfeld)." „Der Hauptprojektionsbezirk des Corp. gen. ext. geht wahrscheinlich nicht sehr weit über die Area striata hinaus und ist zunächst so gestaltet, daß die mehr frontal und medial gelegenen Abschnitte des Corp. gen. ext. ihren Fasersektor vorwiegend in die orale Partie der Sehsphäre, und die caudolateral gelegenen in die hintere Partie dieser entsenden, wobei es

unentschieden bleibt, welche Anteile der Calcarina am stärksten mit Fasern bedacht werden. Die Mehrzahl der zur Area striata strömenden sogenannten Radiärfasern sind indessen kurze und mittellange Assoziationsfasern." „Beim Menschen sind in der Regio calcarina sicher die ersten resp. ältesten Eintrittspforten für die Retinareize zu suchen. Dies wird auch erwiesen durch die unwidersprochen gebliebene Erfahrung, daß nach Totalzerstörung jenes Gebietes wenigstens die Sehreflexe dauernd aufgehoben werden (auch die bedingten Reflexe v. Pawlow)." „Wenn ich den Versuch wage, der Sehsphäre eine summarische physiologische Definition zu geben, so möchte ich sie als ein unscharf begrenztes Rindengebiet (mit besonderem Schichtentypus) bezeichnen, in welchem die Sehreflexe nach Örtlichkeit und Ursprung der die auslösenden Netzhautreize und im Sinne von optischen Ortszeichen ihre feinere anatomische Grundlage haben (feinerer Ausbau nach Örtlichkeit des Reizes), wo aber überdies noch die erste Verarbeitung der Netzhautreize nach Helligkeitsgraden und Farbe (physiologisch), vielleicht auch die erste Verarbeitung visueller Komponenten für das Formsehen ihren Ursprung nimmt. Die Umwandlung dieser Elementarfaktoren in optische „Wahrnehmung" (Erkennen) und später in „Vorstellungen", subjektiv vorwiegend visuellen Inhalts, vollzieht sich, wie bereits bemerkt wurde, in der ganzen Rinde, wenn auch selbstverständlich nicht in gleichmäßig diffuser Weise. Die anatomische Sehsphäre leistet beim Erwachsenen meines Erachtens für sich optisch nicht viel mehr, als es etwa der Stufe des Sehens bei einem wenige Wochen alten Kinde entspricht. Die Sehsphäre des Erwachsenen wird sich selbstverständlich auch bei der Verarbeitung der optischen Elemente zu Raumvorstellungen in intensiverer Weise, als andere Windungen betätigen, sie hat aber auch Anteil an der Erzeugung nicht spezifisch optischer Komponenten höherer Wertigkeit, letzteres namentlich in ihren mehr der Oberfläche zugewendeten Rindenschichten" (52).

2. Die Auswirkung der Lehre v. Monakows in der Arbeit Wehrlis über die Rindenblindheit.

Eine Reihe von Jahren hat Wehrli mit einer Zusammenstellung sogenannter „negativer" Fälle die Zentralisten in Atem gehalten, sofern die von ihm vorgebrachten Argumente die Annahme einer Lokalisation der Sehfunktionen im Gehirn zu erschüttern drohten. Die Arbeit hält heute einer strengen Kritik nicht mehr stand. Wehrli ist ganz befangen in den Anschauungen v. Monakows und stützt sich gerade auf die schwächsten Stellen der v. Monakowschen Theorie. Unter den Gründen, die v. Monakow veranlaßten, eine über die bis dahin angenommenen Grenzen hinausgehende Ausdehnung der Sehsphäre anzunehmen, führt Wehrli folgende an: „Er (v. Monakow) fand, daß an einseitig nahezu ganz hemisphärenlosen Hunden das Corpus genicul. ext. im weiteren Umfange degeneriert war, als bei Tieren mit vollständigem Defekt nur der ganzen Munkschen Sehsphäre, und schloß daraus, daß auch außerhalb der letzteren gelegene Rindenpartien in gewissem, wenn auch geringem Zusammenhang mit dem Corpus genicul. ext. stehen müssen." Die Radiatio optica, d. h. die Sehstrahlung, setzt Wehrli die ganze Arbeit hindurch identisch mit Stratum sagittale internum. Er eifert gegen die Bewertung der mit der Area striata ausgestatteten Rinde als Sehsphäre und sagt: „Wenn man auf dieser Grundlage aus der differenten Schichtung der Calcarinarinde auf eine Spezifität der histologischen Elemente schließen wollte, müßte daraus notwendig der absurde Schluß erfolgen, daß alle außerhalb dieser Sphäre gelegenen gleichgebauten Rindenbezirke nun auch ohne Unterschied als gleichgebaute Zentren ein und derselben Funktion zu dienen hätten." Er bezweifelt die Angaben Flechsigs, daß die Projektionsfasern als erste sich mit Markscheiden umgeben und führt aus seinem eigenen Beobachtungsschatz an, daß schon

von Beginn der Myelinisation an nicht nur ausschließlich Projektionsfasern, sondern auch ganz unzweifelhafte und gar nicht etwa vereinzelte Assoziationsfasern mit Mark auftreten, „wie ich mich am Fasciculus longitudinalis inferior, der langen Assoziationsbahn, entsprechender Präparateserien im Züricher Gehirnanatomischen Institut habe überzeugen können". „Aus dem Studium der Myelinisation", fährt er fort, „scheint nur dies hervorzugehen, daß auch die laterale Fläche des Occipitallappens einen nicht unwesentlichen Anteil an Fasern der Sehstrahlung erhält, daß aber allerdings der größere Teil der medialen Fläche zufließt". Man wird zum mindesten Wehrlis Erfahrung am myelogenetischen Präparat nicht sehr hoch einschätzen dürfen, wenn er nicht einmal gemerkt hat, daß der Fasciculus longitudinalis inferior optische Projektionssysteme enthält; denn das lehren gerade myelogenetische Präparate ganz sinnenfällig. In der Angabe über den Verlauf von Fasern der Sehstrahlung nach der lateralen Fläche des Occipitallappens ist hier wiederum die sinnverwirrende Identifikation der Sehstrahlung mit dem Stratum sagittale internum zu bemerken. Es liegen hier ganz unzulängliche theoretische Voraussetzungen vor, die ungeeignet sind zur Sichtung fremden Materials. Auch kennt Wehrli Variationen der corticalen Sehsphäre etwa in der Form, daß die Oberlippe der Fissura calcarina von der Area striata völlig frei ist, noch nicht. Fast scheint es, als ob neuerdings auch v. Monakow den Eindruck habe, daß Wehrli in seinen Schlußfolgerungen zu weit gegangen ist, wenigstens sagt er im Anschluß an eine Bemerkung, in der er dagegen Verwahrung einlegt, von Henschen und Lenz als Dezentralist angesprochen zu werden: „Bei dieser Gelegenheit bemerke ich, daß die in meinem Institut verfertigte Arbeit Wehrlis (1906) eine durchaus selbständige ist und daß für die in dieser niedergelegten Ansichten dieser Autor die Verantwortung selbst übernimmt" (73).

3. Die Rückkehr der Schüler v. Monakows zur Annahme einer relativen Lokalisation der Gehirnfunktionen.

a) Minkowskis Exstirpationsversuche am Hund (Abb. 2).

Minkowski begann seine Arbeiten im Jahre 1911 damit, die Hitzigschen Angaben bezüglich der Sehstörungen nach Operationen im Bereich der Extremitätenregion nachzuprüfen und gelangte dabei zu einem negativen Ergebnis. Er nahm ferner ein- und doppelseitige Exstirpationen der Stelle A′ von Munk vor. Bei einigen Hunden waren überhaupt keinerlei Sehstörungen vorhanden, bei anderen traten Störungen der oberen Gesichtsfeldpartien auf, die sich im Laufe von 3—4 Wochen bis auf geringe Reste zurückbildeten. Für dieses Verhalten gibt er folgende Erklärung: „Die Sehstrahlung verläuft unmittelbar unter der Rinde der 2. und 3. Windung, und es ist klar, daß jede Läsion, die etwas tiefer geht, auch die Sehstrahlung lädieren und dadurch mehr oder weniger schwere Sehstörungen verursachen wird. In einer Anzahl von Fällen traten tatsächlich nach ausgiebigen Konvexitätsoperationen schwere dauernde Sehstörungen auf, die anatomische Untersuchung an Serienschnitten hat aber gezeigt, daß dann stets tiefe Herde vorhanden waren, die die Sehbahn unterbrechen mußten." Er exstirpierte ferner Rindenstücke in einer Ausdehnung, die möglichst der der Area striata entsprachen und fand, „daß sich die physiologische Sehsphäre mit der Area striata völligt deckt, daß nur diese somit zur Rezeption

von optischen Eindrücken befähigt ist". Um der Frage einer Projektion der Netzhaut auf die Hirnrinde nachzugehen, unternahm er im Bereich der Area striata zwei Gruppen von partiellen Exstirpationen: „1. An der ersten Urwindung, so weit vorn beginnend, wie die Area striata reicht, und nach hinten annähernd bis zur Umbiegungsstelle derselben in die zerebellare Fläche, und 2. an der zerebellaren Fläche, wobei das ganze hier befindliche Gebiet der Area striata, also das Feld zwischen dem absteigenden Ast des Sulcus splenialis und dem Sulcus recurrens sup. zu zerstören suchte. Diese Operationen haben ein ganz eindeutiges Ergebnis geliefert: In der ersten Gruppe von Operationen dauernde Blindheit in den unteren (unterhalb des horizontalen Meridians gelegenen), in der zweiten in den oberen Gesichtsfeldpartien." „Aus dieser Projektion wird es auch klar, warum bei Operationen an der Konvexität, nach welchen vorübergehende oder dauernde Sehstörungen auftreten, dieselben sich vorwiegend auf die oberen Gesichtsfeldpartien erstrecken. Die zur cerebellaren Fläche ziehenden Fasern der Sehstrahlung, welche den oberen Gesichtsfeldpartien entsprechen, können durch tiefgreifende Läsionen in einer größeren Ausdehnung getroffen werden, als diejenigen, die zum vorderen Teil der Area striata sich abzweigen; die oberen Gesichtsfeldteile sind daher bei Konvexitätsoperationen viel mehr bedroht als die unteren. Und umgekehrt, wenn aus dem Verlauf der Sehstörung und dem anatomischen Befund bei Konvexitätsoperationen auf eine besonders schwere Schädigung der Sehbahn geschlossen werden kann, und wenn trotzdem die Teile des Gesichtsfeldes erhalten bleiben, so liegt es nahe, dieselben auf ein Erhaltensein der frontalsten Teile der Area striata zu beziehen und daraus lokalisatorische Schlüsse zu gewinnen." Die endlichen Ergebnisse faßt Minkowski kurz wie folgt zusammen: „1. Das optisch-sensorische Feld oder die eigentliche Sehsphäre deckt sich mit der Area striata. 2. Neben dem optisch-sensorischen Feld befindet sich an der 2. Urwindung der Konvexität ein optisch-motorisches Feld, im welchem Foci für optisch ausgelöste motorische Reaktionen, wie Einstellungsbewegungen der Augen, Schutzbewegungen der Lider und vielleicht auch gewisse Prinzipalbewegungen des Rumpfes und der Extremitäten liegen; dieser Funktion dient eine corticofugale Bahn, die von der Hirnrinde direkt nach den subcorticalen Ganglien verläuft. 3. Innerhalb des optisch sensorischen Feldes besteht eine konstante Projektion der Netzhaut auf die Hirnrinde, so daß benachbarten Teilen der Netzhaut auch benachbarte Gebiete der Sehrinde entsprechen. 4. Der lateralste Teil der Netzhaut, welcher dem nasalen Gesichtsfeldbezirk entspricht, wird zwar vorwiegend von der gleichseitigen Hemisphäre versorgt, steht aber auch mit der gekreuzten in Verbindung. 5. Die Stelle A′ besitzt nicht die ihr von Munk zugeschriebene Bedeutung, und zwar weder als corticale Vertretung der Stelle des deutlichsten Sehens noch als Stätte von optischen Erinnerungsbildern. 6. Nach Operationen im Bereich der Extremitätenregion, die ohne Komplikationen verlaufen, treten keinerlei Sehstörungen auf" (38).

In den nachfolgenden Untersuchungen befestigte und erweiterte Minkowski diese Befunde. „Es besteht eine konstante Projektion der Netzhaut auf die Sehrinde, und zwar so, daß im vorderen Teil derselben die oberen, im hinteren die unteren Teile der Netzhaut vertreten sind. Die Projektion ist aber nicht geometrischer, sondern physiologischer Natur: jedes wahrnehmende Element der Netzhaut steht nicht mit einem, sondern mit einem ganzen Areal

von wahrnehmenden Elementen der Sehrinde in Verbindung, mit einigen allerdings in engerer als mit anderen; dieses Areal ist um so größer, je stärker die physiologische Inanspruchnahme des entsprechenden Netzhautelementes ist, oder je näher es zur Stelle des direkten Sehens liegt; auch letztere ist im Bereich der Sehrinde inselförmig, aber in einem besonders umfangreichen Gebiet vertreten. Die korrespondierenden Teile beider Netzhäute haben im Bereich der Sehrinde ein gemeinsames Projektionsfeld.

Wird ein Teil der Sehrinde ausgeschaltet, so findet eine Restitution nur insofern statt, als solche Elemente der Sehrinde, die früher mit den vorwiegend betroffenen Netzhautelementen in lockerer Beziehung standen (für sie nur corticale Nebenerregungsstationen bildeten), jetzt in besonders enge Beziehung zu ihnen treten (zu ihren corticalen Haupterregungsstationen werden). Der rasche Eintritt dieser Restitution und das Versagen derselben bei ausgedehnten partiellen Operationen weisen darauf hin, daß sie sich im wesentlichen in bereits vorhandenen, nicht in neu entstehenden anatomischen Bahnen vollzieht.

Diese Auffassung bietet eine genügende Erklärung dafür, daß einerseits kleinere Exstirpationen, besonders aus den zentralen Teilen der Sehrinde, keine nachweisbare Sehstörung herbeizuführen brauchen, und andererseits ausgedehnte Operationen, die an den Polen der Sehrinde ansetzen und sich über ein großes Gebiet derselben erstrecken, ein dauerndes Skotom von konstanter Lage und Konfiguration am gekreuzten Auge bewirken (39)."

Die nächsten Arbeiten bringen eigentlich nur noch die feineren Einzelheiten zu der bereits angegebenen Grundauffassung Minkowskis. Bei der Katze erweist er „durch das Studium der Verteilung der sekundären Degenerationen in beiden Corpora geniculata externa nach einseitiger Bulbusenucleation, daß wenigstens die beiden Monokularen und das binokulare Gesichtsfeld innerhalb der Corp. gen. ext. ihre besonderen Projektionsfelder besitzen, daß mithin in diesem Sinne eine Projektion der Netzhäute auf die Corpora gen. ext. vorhanden ist (40)".

Der Repräsentationsbezirk des Corpus geniculatum externum in der Großhirnrinde der Katze deckt sich aber mit der Area striata (41). Damit sind die anatomischen Voraussetzungen gegeben für die Projektion der Retina auf die Hirnrinde. Die Verlegenheitshypothese v. Monakows, die in der Unterscheidung der Sehsphären nach der Forschungsmethode zum Ausdruck kam, wird für Minkowski entbehrlich durch den Nachweis, daß die physiologische und die anatomische Sehsphäre sich bei der Katze in der Area striata decken und daß dies mit größter Wahrscheinlichkeit auch für die klinisch-anatomische und pathologisch-anatomische Sehsphäre beim Menschen gilt.

b) v. Stauffenbergs Arbeit über die Seelenblindheit.

Neben Minkowski verdanken wir vor allem v. Stauffenberg eine Überbrückung des schroffen Gegensatzes, der zwischen v. Monakow und einer großen Zahl anderer Forscher in der Stellungnahme zur Lokalisationsfrage entstanden war. „Zunächst stimme ich", sagt er, „mit den meisten Autoren in der Annahme überein, daß die corticopetale Sehbahn wenigstens zum größten Teil im Stratum sagittale externum verläuft"[1]).

[1]) Von mir gesperrt!

In einem speziellen Falle findet er, „die in der ventralen Etage, hauptsächlich im Strat. sag. ext. verlaufenden corticopetalen Fasern vom Corpus gen. ext. aus, verbreiten sich nicht nur in beide Lippen der Calcarina, sondern auch in geringem Maße in die übrigen Occipitalwindungen; die corticofugalen Bahnen verlaufen hauptsächlich im Strat. sag. int. Der Fasciculus long. inf. ist kein einheitlicher langer Assoziationszug[1]), er verteilt sich auf das Strat. sag. ext. (horizontalen und lateralen Schenkel) und wird zum Teil aus kurzen Fasern gebildet. Einen starken Zuzug bezieht er aus den basalen vorderen Windungen und dem Gyrus hippocampi". In bezug auf die von Flechsig, Nießl v. Mayendorf, Hösel und Meyer behaupteten Ausbiegung der Sehbahn des Stratum sagittale externum in den Temporallappen macht er Zugeständnisse. In einem Falle (Solitärtuberkel, der die ganze Gegend des Corpus geniculatum externum und Corpus geniculatum internum sowie den unteren caudalen Abschnitt des Pulvinars zerstörte) reichte schon wenige Schnitte caudal von dem zerstörten Ausgangspunkt die Degeneration bis in die ventrale Etage des Sagittalstratums hinunter, so daß also die nach hinten ziehenden Fasern von Thalamus und Corpus geniculatum externum jedenfalls steil nach abwärts gelangen müssen. In einem anderen Fall (Herd im Hinterhauptlappen mit völliger Unterbrechung der Sehstrahlung) konnte noch in Frontalebenen des Corpus geniculatum externum ein in allen Etagen gleich stark aufgehelltes Gebiet der Sagittalstraten beobachtet werden. Den Verlauf der Sehstrahlung schildert der Autor wie folgt: „Aus dem Corpus gen. ext. ergießt sich die Gesamtheit des zentralen optischen Neurons in einem breiten, zunächst noch lateral und etwas nach vorn gerichteten Strom, dessen mediale Portion caudal von dem sich vorlagernden Pulvinar seitlich gedrängt wird, um dann in verschiedenen Höhen in dem Pulvinargittergeflecht nach unten außen abzubiegen, und sich, zu dem von der lateralen Seite des Corpus gen. ext. herkommenden, in mehr oder minder flachem Bogen über das ventrolaterale Markfeld und den Nucleus caudatus lateralwärts ziehenden Portion konvergierend, in mannigfacher Durchflechtung mit den aus dem Stratum sag. int. zum Pulvinar hinaufströmenden Fasern, in das Stratum sagittale ext. zu gelangen, wo ihre rasche Verteilung bis in die ventrale Ebene und selbst in den horizontalen Schenkel stattfindet. Bald greifen die Fasern auf das Stratum sag. int. über in allen Etagen. Besonders dicht wird die Anhäufung in beiden Straten, besonders dem Stratum sag. ext., in der Mitte des Verlaufs der mittleren Etage. Überall bleiben der Sehstrahlung in beiden Straten eine Menge Fasern verschiedener Provenienz beigemischt. Caudal sammeln sich die optischen Fasern wieder mehr im Stratum sag. ext., während das Stratum sagittale internum, abgesehen von corticofugalen Fasern aus dem Occipitallappen zu den primären Ganglien, sehr reichlich Assoziationsfasern jeder Richtung von allen Seiten des Occipitallappens führt. Der ventrale Schenkel enthält eine Menge von langen und kurzen Assoziationsfasern. Über den Ventrikel strömen aus dem Stratum sag. ext. die Sehfasern in den vorderen Teil der beiden Calcarinalippen, ebenso, wenn auch viel weniger, von unten her. Die vorn ventral liegenden rücken nach hinten zu an der lateralen Wand des kleiner werdenden Hinterhornes hinauf, dessen Spitze völlig umhüllend, indem sie unter Faserabgabe an alle

[1]) Von mir gesperrt!

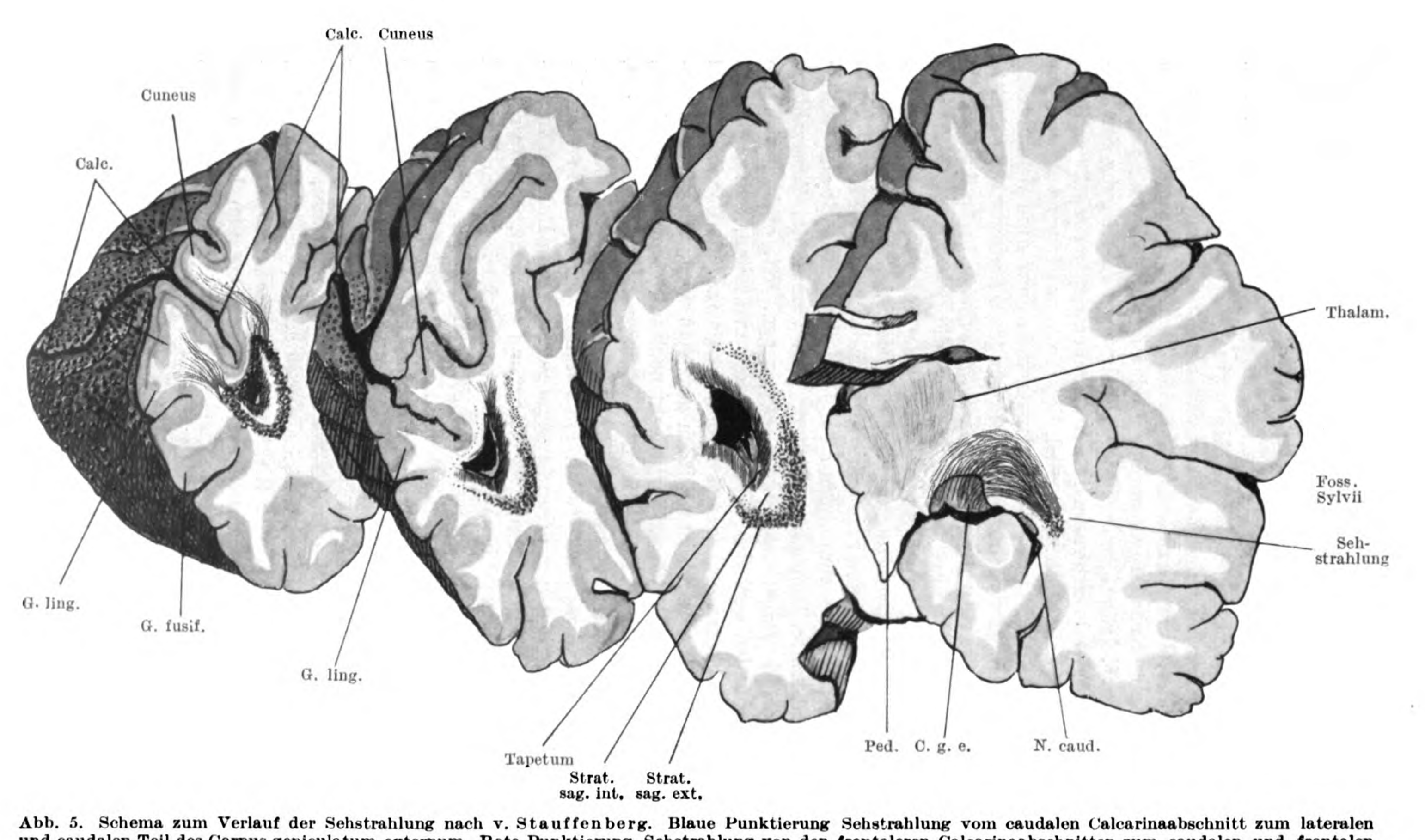


Abb. 5. Schema zum Verlauf der Sehstrahlung nach v. Stauffenberg. Blaue Punktierung Sehstrahlung vom caudalen Calcarinaabschnitt zum lateralen und caudalen Teil des Corpus geniculatum externum. Rote Punktierung Sehstrahlung von den frontaleren Calcarinaabschnitten zum caudalen und frontalen Teil des Corpus geniculatum externum. Das Schema läßt in einem der wichtigsten Punkte im Stich. Es zeigt nicht, wie die dorsal gelegenen Fasern der Sehstrahlung (rot), welche angeblich orale Abschnitte der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina versorgen sollen, eben dorthin gelangen.

Aus Heft 8 der Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut in Zürich. Abb. 67 Seite 205.

Occipitalwindungen nach hinten ziehen, um den größten Teil ihrer Elemente an den Gyrus ling. abzugeben, endlich an die Retrocalcarina den Rest sich verteilen zu lassen.

Der Gyrus ling. bildet das Dichtigkeitszentrum der einstrahlenden Faserung. Bis zu den vordenen Occipitalwindungen hin wird die Streuung eine immer weniger dichte.

Der Vicq d'Azyrsche Streifen, sowie die Randfaserung des Rindensehfeldes stellen einen Eigenapparat dar.

Die weiteren Endpunkte der primären Sehbahn, Pulvinar und Vierhügel, sind mit dem Occipitallappen nur in spärlicher Verbindung, mehr mit frontaleren, lateralen Rindengebieten, so daß die Einflußsphäre der drei Ganglien auf die Rinde vom Corpus gen. ext. über den Vierhügel zum Pulvinar zum Teil sich überdeckend, größer wird." Aus diesen Betrachtungen krystallisieren sich folgende Hauptsätze heraus:

„1. Die Fasern zum caudalen Teil der Calcarina (Cuneus und Gyrus ling.) sowie zum Occipitalpol verlaufen hauptsächlich in der ventralen, die zum frontalen Teil der beiden Calcarinalippen in der dorsalen Etage der Sehstrahlung, erstere versorgen hauptsächlich den lateralen und caudalen, letztere den frontalen und medialen Abschnitt des Corpus gen. ext.

2. Der dorsale Abschnitt und ein Teil des ventralen gelangen in das Corpus gen. ext. nach einer Ausbiegung nach vorn und oben, die als Rest der phylogenetischen Verlagerung des Corpus gen. ext. nach unten und hinten zu betrachten ist.

3. Der ventrale Teil der Sehstrahlung erreicht in ziemlich steiler Steigung, jedoch ohne Ausbiegung nach vorn in die vordere Partie des Temporallappens, die Horizontalebene des Corpus gen. ext.

4. Das Stratum sag. ext. führt die Hauptmenge der Fasern, nirgends sind diese jedoch auf dieses Stratum beschränkt. In allen Teilen findet eine mehr oder minder reichliche Durchmischung mit langen und kurzen Assoziationsfasern statt.

5. Das Ausbreitungsgebiet der optischen Fasern reicht weit über das eigentliche Calcarinagebiet hinaus auf die Konvexität.

6. Es gibt kein kompaktes in die Calcarina einstrahlendes optisches Faserbündel."

4. Die Lehre Flechsigs.

Die myelogenetische Methode wird dadurch zur Autoanatomie, daß sie auf verschiedenen Entwicklungsstufen des Menschen einzelne Fasersysteme elektiv darzustellen vermag. Flechsig hat diesen Vorteil früh genug wahrgenommen, seine Schriften enthalten deshalb zahlreiche Angaben über die Normalanatomie des Gehirns, von denen ich einige mit Bezug auf den vorliegenden Gegenstand der Abhandlung in chronologischer Reihenfolge angeben möchte.

1883. Die Sehleitung vom peripheren Endorgan bis zur Großhirnrinde ist zweigliedrig. Als Internodium kommen der äußere Kniehöcker und das obere Vierhügelpaar in Frage. Es ist zweifelhaft, ob aus dem Tractus opticus optische Fasern direkt nach dem Thalamus ziehen oder ihn nicht vielmehr nur durchsetzen. Das corticale Neuron verläuft in den Sehstrahlungen Gratiolets, die aber jedenfalls noch andersartige Systeme führen (5).

1894. „Die menschliche Frucht wird dauernd lebensfähig bei einer Körperlänge zwischen 41—44 cm.“ „Erblickt die menschliche Frucht um diese Zeit das Licht der Welt, so wird nach kurzer Zeit der Nervus opticus markhaltig (viel früher als wenn die Frucht bis zur Reife im Uterus bleibt), und zwar zuerst in den zentralen Teilen, welche der Macula lutea, also der Stelle des deutlichsten Sehens entsprechen.“ „Bei den letzteren ist auch der Nervus opticus über seinen ganzen Querschnitt gleichmäßig markhaltig, läßt also keinen Unterschied zwischen zentralen und peripheren Fasern erkennen.“ „Aus dem äußeren Kniehöcker geht (neben Faserzügen zum vorderen Vierhügel) ein starkes Bündel hervor, welches von der hinteren, äußeren und oberen Fläche austretend einen Fächer bildet, welcher sich nach hinten bis an die Ventrikelwand, nach oben fast bis zum oberen Sehhügelrand, erstreckt und zum Teil unter steilen Biegungen in die Sehstrahlung übergeht. Da vor diesem Bündel, welches ich Strahlung des äußeren Kniehöckers nennen will, nur wenige zum Sehhügel (Pulvinar-Linsenkern?) in Beziehung stehende Teile der Sehstrahlung Mark erhalten, so gelingt es, die Ausbreitung der Fasern des äußeren Kniehöckers in der Sehsphäre genau zu verfolgen, und hierbei ergibt sich, daß die Kniehöckerfasern ausschließlich in der Wand der Fissura calcarina enden. Hier ist also die zur Macula lutea gehörige Rindenregion zu suchen. Im übrigen Teil der Sehsphäre enden die Fasern der Sehstrahlung, welche mit dem Sehhügel zusammenhängen und wahrscheinlich auch Faserbündel, welche ich bei Kindern von etwa einer Woche Lebensdauer vom vorderen Vierhügel aus durch den Thalamus hindurch in die Sehstrahlung verfolgen konnte. Insofern im Sehhügel, wie wiederholt bemerkt, sich Teile der oberen Kleinhirnstiele und Schleife verzweigen, könnte man daran denken, daß der Sehsphäre auch Körpergefühle aus Muskeln, Sehnen usw. zugeführt werden; indes spricht die klinische Beobachtung überwiegend dagegen, da selbst in Fällen von totaler Zerstörung einer Sehsphäre außer den Sehstörungen anderweitige sensible Störungen nicht beobachtet worden sind. Man wird demgemäß die zwischen Sehsphäre und Sehhügel bzw. vorderem Vierhügel verlaufenden Bündel eher zu gewissen Bewegungsimpulsen in Beziehung zu bringen haben, welche von der Sehsphäre ausgehen (Einfluß von Gesichtseindrücken auf Körperbewegungen, Bewegungen insbesondere des Kopfes, der Augen). Auch ist es nicht undenkbar, daß der Sehhügel durch seinen Hauptkern Erregungen, welche von der Sehsphäre ausgehen, auf motorische Zentren anderer Sinnessphären, z. B. der Körperfühlsphäre überträgt. Sind doch in letzterer Gebiete vorhanden (wohl im Fuß der 2. Stirnwindung beim Menschen), deren Erregung konjugierte Augenbewegungen auslöst, die wohl in der Regel (abgesehen von den rein willkürlichen, d. h. lediglich durch Erinnerungsbilder ausgelösten) durch die Sehsphäre beeinflußt werden. Findet tatsächlich eine solche gegenseitige Beeinflussung der Sinneszentren durch Vermittlung des Thalamus-Hauptkernes statt, dann gehört letzterer nicht ausschließlich zu den niederen Hirnteilen.“ „Die Sehsphäre zeigt im Bereich der Strahlung des äußeren Kniehöckers einen besonderen, nirgends wieder in der Hirnrinde vorkommenden Bau, welcher schon makroskopisch durch den Vicq d'Azyrschen Streifen angedeutet wird. Es treten hier Körnerschichten auf, deren Elemente mit denen der Netzhaut teilweise Ähnlichkeit haben (6).“

1895. „Die Sehsphäre, soweit sie durch Endigung der Sehstrahlung, d. h. der aus Corpus gen. ext., Sehhügel und vorderem Vierhügel hervorgehenden Stabkranzbündel charakterisiert wird, beschränkt sich bei Kindern in den ersten Lebenszeiten auf die unmittelbare Umgebung der Fissura calcarina. Cuneus und Zungenwindung, desgleichen die Außenfläche des Hinterhauptlappens erhalten nur, soweit sie den achtschichtigen Typus (durch Vicq d'Azyrschen Streifen makroskopisch gekennzeichnet) zeigen, Stammleitungen. Später (1 Monat) lassen der gesamte Cuneus, die gesamte Zungenwindung und die hinteren Abschnitte sämtlicher Occipitalwindungen markhaltige Fasern erkennen; neben anderen Teilen dieses Gebietes scheint insbesondere der hinter dem Gyrus angularis gelegene Teil nur durch Kollateralen mit der Sehstrahlung zusammenzuhängen. Der Gyrus angularis selbst gehört zum parietalen Assoziationszentrum; er entbehrt eines aus Stammfasern gebildeten Stabkranzes völlig (7)".

1896. „Der sogenannte Fasciculus longitudinalis inferior Burdach wurde bisher beschrieben als ein Assoziationssystem, welches den Hinterhauptslappen mit dem gesamten Schläfenlappen, besonders auch seinen vorderen Abschnitten verbindet. Ich habe bereits früher erwähnt, daß dies ein großer Irrtum ist. Das untere Längsbündel ist eines der am frühesten sich mit Mark umhüllenden Bündel des Großhirnmarkes und läßt sich infolgedessen beim ca. 1 Woche alten Neugeborenen vollständig und genau übersehen. Es ergibt sich hierbei, daß die fraglichen Bündel allerdings nach hinten im Hinterhauptslappen, speziell in der Sehsphäre endigen, daß sie aber nach vorn nicht mit der Rinde, sondern mit dem Thalamus opticus sich verbinden. Sie machen hierbei einen beträchtlichen Umweg, indem sie im Schläfenlappen nach vorn laufen bis zur Gegend unmittelbar nach außen-hinten vom Mandelkern und hier nach oben umbiegen mit zum Teil spitzwinkliger Knickung, so daß sie das Unterhorn von vornher umgreifen (temporales Knie)". „Der Fasciculus longitudinalis inferior ist nichts weiter als ein Teil der Sehstrahlung Gratiolets." „Aus der Sehstrahlung treten dicht hinter dem Thalamus (noch bevor sie den Außenrand des Ventrikels erreicht) zahlreiche Fasern in den Schläfenlappen über; es handelt sich hier zum Teil um Stabkranzbündel der Hörsphäre, welche vom inneren Kniehöcker herbeiziehen, zum Teil um Thalamusfasern." „Vom Gyrus angularis, der 2. Schläfenwindung usw. her treten Fasern mehr oder weniger rechtwinklig an die Sehstrahlung heran; sie laufen aber hindurch zur Balkenschicht zunächst der Ventrikelwand. Diese Tatsachen erscheinen besonders einschneidend gegenüber den Folgerungen, die Sachs auf die Annahme gegründet hat, daß sein im wesentlichen mit dem Fasciculus long. inf. identisches Stratum sagittale externum das wichtigste Assoziationssystem zwischen der Sehsphäre und den an der Sprache beteiligten Rindengebieten des Schläfenlappens, insbesondere auch der ersten Schläfenwindung bilde. Das Stratum sagittale externum hat in der Hauptsache sicher mit Assoziationsvorgängen nichts zu schaffen und somit auch nicht mit der Assoziation von Gesichts- und Gehörseindrücken, bzw. deren Erinnerungsbildern — es ist eben ein Stabkranzbündel (8)."

„Untersucht man nun den Verlauf des Tractus bei reifen Neugeborenen, so lassen sich direkt Fasern zum äußeren Kniehöcker und von da aus zum vorderen Vierhügel verfolgen. Daß aus dem Nervus opticus ein Bündel

in den Thalamus opticus eintritt und hier endet, davon habe ich mich beim Menschen nicht sicher überzeugen können. Wohl aber tritt aus dem äußeren Kniehöcker ein mächtiges Bündel zunächst in das Pulvinar des Sehhügels ein, welches zum Teil eine direkte Fortsetzung des Tractus opticus vortäuscht, offenbar aber aus den Zellen des Kniehöckers hervorgeht, also eine indirekte Fortsetzung des Sehnerven darstellt; ich will es „Sehstrahlung im engeren Sinne" oder Stabkranz des äußeren Kniehöckers nennen. Auch dieses Bündel endet aber nicht, selbst nicht zu einem kleinen Teil, im Sehhügel, sondern es geht in die Sehstrahlung Gratiolets über und gelangt durch diese zur Rinde der Fissura calcarina, insbesondere zu dem durch den Vicq d'Azyrschen Streifen schon makroskopisch ausgezeichneten Teil des Cortex. Man kann dies bei Neugeborenen sehr leicht nachweisen, da hier die Sehstrahlung im engeren Sinne völlig isoliert als markhaltiger Strang im Hinterhauptslappen verläuft. Ich halte es sonach für unerwiesen, daß beim Menschen der Sehhügel ein Internodium auf der Bahn der Sehnerven zur corticalen Sehsphäre bildet. Auch die Sehstrahlung im weiteren Sinne, d. h. im Sinne Gratiolets und der Neueren ist keineswegs in allen Teilen einfach nur Sehleitung; übertrifft sie doch an Querschnitt den Tractus opticus um mehr als das Fünffache, dient also auch anderen Funktionen. Bereits erwähnt wurde, daß ein noch vor der Sehleitung erscheinendes Bündel von der (hinteren) lateralen Kerngruppe des Sehhügels her sich der Sehstrahlung (?) beigesellt. Dazu kommen an Masse weit überwiegend nach der Sehleitung entstehende Faserbündel, welche zum Pulvinar in Beziehung stehen, aber wie ich annehme, in der Hauptsache nicht corticopetal, sondern corticofugal leiten. Sie nehmen in der Sehstrahlung nirgends einen Abschnitt für sich ein, sondern sind überall gemischt mit Fasern, welche aus dem äußeren Kniehöcker bzw. vorderen Vierhügel hervorgehen. Ihr Ursprungsgebiet in der Rinde umfaßt auch den gesamten Cuneus und den Lobus lingualis bis zur basalen Fläche des Hinterhaupt-Schläfenlappens. Ich bezeichne nun den gesamten Rindenbezirk, zu welchem die „Sehstrahlung im weiteren Sinn" in Beziehung tritt, als „Sehsphäre". Er umfaßt die gesamte Innenfläche des Hinterhauptlappens, an der Konvexität nur eine schmale Zone im Bereich der ersten Occipitalwindung und des Polus occipitalis, nicht aber die äußeren Occipitalwindungen bzw. den Gyrus angularis. In jenem Bezirk ist die Sehsphäre sensu strictiori enthalten; sie geht nicht darüber hinaus, aber fraglich bleibt, ob wirklich alle einzelnen Stücke dieses Bezirks an den Gesichtempfindungen beteiligt sind." „Der Gyrus angularis hat selbst mit der Sehstrahlung im weiteren Sinn nichts zu schaffen; er gehört nicht zur Sehsphäre." (Gegen Vialet.) „Die Hör- und Sehsphäre hängen in der Hauptsache nur mit benachbarten Windungen direkt zusammen. Assoziationsbahnen gehen von ihnen nach meinen bisherigen Untersuchungen nicht oder höchstens in geringer Anzahl aus. Demgemäß ist jede dieser Sphären umgeben von einem Rindenbezirk, welchen ich kurz als „Randzone" bezeichnen will, in welchen zahllose Assoziationsfasern je der betreffenden Sinnessphäre eindringen. Bei der Sehsphäre wird die Randzone gebildet von der zweiten und dritten Occipitalwindung, einem Teil des Praecuneus und dem Gyrus occipitotemporalis." „Die Randzonen gehören schon zu den „Assoziationszentren"; sie erscheinen mir für die „Gedächtnisspuren", die musikalische und malerische Beanlagung usw. besonders wichtig zu sein (9)."

1901. „Die Primordialgebiete umfassen die Eintrittsstellen sämtlicher Sinnesleitungen in der Rinde.“ „Auch die bekannten motorischen Leitungen entspringen in bzw. unmittelbar neben Primordialgebieten.“ „Aus dem Gebiet der Fissura calcarina läßt sich ein Faserzug (durch sekundäre Degenerationen wie auch am Neugeborenen) bis in das mittlere Mark des vordęren Vierhügels verfolgen, welcher in der „sekundären“ Sehstrahlung (Flechsig) verläuft. Somit entspricht jeder Sinnesleitung eine motorische (corticofugale) Bahn; man kann hier von Strangpaaren (konjugierten Leitungen) sprechen. In bezug auf ihre Lage innerhalb des Stabkranzes folgen sie im allgemeinen dem Gesetz, daß die corticopetalen Leitungen lateral von den zentrifugalen liegen.“ Diese Arbeit enthält erstmalig die schematische Darstellung und Umgrenzung der myelogenetischen Rindenfelder (wichtig wegen der Priorität gegenüber Brodmann, der zu einer verblüffend ähnlichen Gliederung durch Studien der Cytoarchitektonik gelangte). (11.)

1905. „Im Anschluß an Zerstörung der Sehsphäre degenerieren verschiedene Faserzüge, welche in die Zusammensetzung der Sehstrahlung Gratiolets eingehen, von innen gerechnet nächst der Balkenschicht, die meist feinfaserige, in mittleren Höhen vielfach in deutliche Bündel getrennte innere sagittale Schicht (sekundäre Sehstrahlung Flechsig) und die dickfaserige äußere sagittale Schicht (Fasciculus long. inf. Burdach, primäre Sehstrahlung Flechsig). Bei Herden in der Umgebung der Fissura calcarina tritt, falls die Dauer der Erkrankung lang genug währt, in allen drei Schichten sekundäre Degeneration bzw. Atrophie auf, ganz besonders früh und regelmäßig aber in der sekundären Sehstrahlung. Die primäre Sehstrahlung degeneriert rindenwärts, wenn sie in ihrem Verlauf unterbrochen wird, wofür mir mehrere vorzügliche Fälle zu Gebote stehen, die sekundäre Sehstrahlung thalamuswärts. In einem jener Fälle, welcher eine totale aufsteigende Degeneration der primären Sehstrahlung darstellt, lassen sich die degenerierten Bündel der letzteren ausschließlich in das Gebiet des Vicq d'Azyrschen Streifens verfolgen.

Schon hieraus geht mit Wahrscheinlichkeit hervor, daß die primäre Sehstrahlung die eigentliche sensible Leitung der Sehsphäre darstellt, und es ist um so weniger Grund vorhanden, hieran zu zweifeln, als nicht nur an reifen Früchten das Hervorgehen des sogenannten Fasciculus long. inf. aus dem äußeren Kniehöcker und einem Teil des Pulvinars, welchen ich als primäres (phylogenetisch älteres) Pulvinar bezeichnet habe, auf das Deutlichste zutage tritt, sondern auch in einem von Henschen beschriebenen, in der Literatur einzig dastehenden Fall von fast unkomplizierter Zerstörung des äußeren Kniehöckers genau das Primärsystem der Sehstrahlung, d. h. meine primäre Sehstrahlung isoliert bis zur Rinde der Fissura calcarina, also aufsteigend degeneriert war.

Die absteigende sekundäre Degeneration der Sehstrahlung im weiteren Sinn setzt sich auf das sekundäre Pulvinar und den vorderen Vierhügel fort, die retrograde Degeneration der primären Sehstrahlung führt zu einer Zellatrophie im äußeren Kniehöcker. Im Pulvinar degenerieren auch Abschnitte, in welche Fasern des Tractus opticus nicht verfolgt werden können, welche also vermutlich mit dem Sehen nichts zu tun haben.

Indem v. Monakow die sekundäre (motorische) Sehstrahlung als Sehleitung betrachtet, beruht schon insofern seine Auffassung der Sehsphäre

auf falschen Voraussetzungen. Und der Irrtum wird vergrößert dadurch, daß v. Monakow auch die Ursprungsregionen dieser Bündel in der Rinde nicht richtig erkannt hat. Auch die sekundäre Sehstrahlung steht höchstwahrscheinlich nur zur Rinde der Fissura calcarina (Zone des Vicq d'Azyrschen Streifens) in Beziehung. Dafür, daß weitere Rindenfelder in Betracht kommen, fehlt vorläufig noch jeder sichere Anhaltspunkt." „Die occipitalen Innervationsbahnen der Augenmuskeln entspringen aus demselben Rindenfeld, worin die Sehleitung endet (12)."

5. Die Theorie Nießl v. Mayendorfs.

Nießl v. Mayendorf ist hervorragend als Gehirnmechaniker, sofern er die psychischen Funktionen aus dem Bau des Gehirns zu erklären versucht. Kaum eine anatomische Arbeit von ihm, wo er seine Befunde nicht in dieser Richtung auswertet. Von selbst entstehen dadurch fließende Übergänge von der Hirnneurologie zur Hirnpsychologie.

Der Eigenapparat des äußeren Kniehöckers wird von ganglіösen Elementen gebildet, die durch Markfasersepten getrennt und daher in Schichten gelagert sind. Diese Struktur läßt an einen Parallelismus zu der Zellschichtung in Retina und Cortex denken. Ein solcher besteht aber in Wirklichkeit nicht. Bei Totalunterbrechung des zentralen Neurons der Sehleitung, wie man sie an alten Erweichungsherden im Mark des Hinterhauptlappens zu beobachten Gelegenheit hat, sind die Degenerationsfolgen für den äußeren Kniehöcker und die Sehrinde völlig verschieden. Während die geschrumpfte Grundsubstanz des äußeren Kniehöckers nur noch Zelltrümmer und Gliaersatz aufweist, lassen sich in der Calcarinarinde, selbst wenn sie nur noch die Schale einer Cyste bildet, nicht nur die Formen der kleineren Zellen sehr deutlich und kaum entstellt wiedererkennen, sondern es weicht auch deren Zahl und Architektonik kaum von der Norm ab. Der Markfasergehalt der Hirnrinde ist ebenfalls im Gegensatz zu dem vollständigen Markfaserverlust des äußeren Kniehöckers ein überraschend reicher. Das hat folgende Bewandtnis. Die Binnenfaserung der Hirnrinde ist ein Assoziationssystem, dessen Funktionsbereich über den örtlich umschriebenen Defekt hinausragt. Die Ganglienzellen des äußeren Kniehöckers dagegen sind Schaltstücke innerhalb einer anatomisch festgelegten Reizleitung. Es sind interkalierte Zellkörper im Sinne Ramon y Cajals und dienen beim Reizvorgang der Intensitätssteigerung bzw. Stromschwellung. Wenn v. Monakow meinte, die physiologische Bedeutung der Schaltzellen im äußeren Kniehöcker beruhe auf einer Umgruppierung der Reize, so ist nach Nießl v. Mayendorf das Gegenteil der Fall. Der Eigenapparat des äußeren Kniehöckers verhindert das Abfließen des Reizstromes durch Nebenschließungen in anderer Richtung und sichert geradezu das Fortbestehen der peripheren Reizfigur. Die Stromverstärkung kommt etwa so zustande, wie in der alten Telegraphie das Relais die Ortsbatterie einschaltet (60).

Was den Verlauf des zentralen Neurons der Sehleitung aus dem äußeren Kniehöcker nach der Occipitalrinde anbelangt, so bestätigt Nießl v. Mayendorf nicht nur den Fasciculus longitudinalis inferior als den basalen Anteil der Sehstrahlung, sondern erweist dessen Ursprung auch aus dem Spornteil des äußeren Kniehöckers (55).

Studien über Seelenblindheit und Alexie führen ihn zu der Annahme, daß die makulären Bündel in dorsalen Abschnitten der Sehstrahlung verlaufen müssen. Das von Déjérine, Henschen u. a. inaugurierte Lesezentrum im Gyrus angularis wird dadurch für ihn unhaltbar. Die Lagebeziehung der Rinde des Gyrus angularis zur dorsalen Etage der Sehstrahlung, welche die makulären Bündel führt, ist eine so innige, daß Angularisherde sehr wohl eine Mitläsion der Sehleitung bedingen können, was in der linken Hemisphäre notgedrungen zu Wortblindheit führt (54, 58, 61).

Von den sagittal gestellten beiden Schichten der Gratioletschen Sehstrahlung wendet Nießl v. Mayendorf in einer besonderen Arbeit (59) seine Aufmerksamkeit dem Stratum sagittale internum zu, welches zu Unrecht den klassischen Namen Radiatio optica trägt. Die cortico-petalen optischen Systeme verlaufen auch nach seiner Ansicht im Stratum sagittale externum (primäre Sehstrahlung Flechsigs). Dagegen deckt sich der Fasergehalt des Stratum sagittale internum nicht mit der sekundären Sehstrahlung Flechsigs, bildet also mit der primären Sehstrahlung kein konjugiertes Strangpaar. Die Ursprungsstelle der Fasern des Stratum sagittale internum reicht weit über die Area striata hinaus und umfaßt auch Teile der Konvexität des Hinterhauptlappens. Im wesentlichen sind es corticofugale Systeme, die zum Teil nach dem Thalamus (Area densa), zum Teil zum Hirnschenkel ziehen (Area grupposa), in toto aber Stammfasern sind.

Der Eintritt der zentralen Sehbahn in die Hirnrinde des Occipitallappens erfolgt ausschließlich in kompakten Bündelformationen. Der ganze Sehbezirk ist schon makroskopisch durch die Anwesenheit des Vicq d'Azyrschen Markstreifens kenntlich und abgrenzbar (53). Die corticale Sehsphäre ist nicht nur die Eintrittsstelle der optischen Leitungen in die Sehrinde schlechthin, sondern seiner Dignität nach bereits psychisches Zentrum. Die optischen Wahrnehmungen kommen hier zustande und die optischen Erinnerungsbilder haben hier ihren Sitz. Eine optische Wahrnehmung entsteht, wenn der corticalen Sehsphäre „präformierte Erregungsformen von der Peripherie" zugeleitet werden. „Wird ein gebahnter Zellkomplex durch die Projektionsbündel erregt, dann kommt durch den Vorgang der primären Identifikation (Wernicke) das Wiedererkennen eines Dinges zustande. Bei Erregung desselben Zellkomplexes durch die Assoziationssysteme werden optische Erinnerungen lebendig. Das makuläre Bündel des Sehnerven hat", wie schon erwähnt, „auch in der Sehstrahlung eine isolierte Vertretung, und diejenigen Rindengebiete, welche mit demselben in Verbindung stehen, sind als makuläre Sehrinde zu betrachten. Da sich das makuläre Bündel an die zentrale Bahn der peripheren Netzhaut nach außen unten sowie nach oben zu angliedert, so sind auch diejenigen Rindenstücke, welche sich nach außen unten und nach oben zu der Rinde des peripheren Sehens anreihen, als corticale Vertretungen der Macula zu betrachten."

Mit Rücksicht auf die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit ist nicht unwichtig, daß Nießl v. Mayendorf gelegentlich in seinen Präparaten die basalen Bündel der Sehstrahlung in orale Abschnitte der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina einstrahlen sah (55), während er dorsal gelegene (makuläre) Bündel bis in ventrocaudale Abschnitte (Gyrus fusiformis und dritte Occipitalwindung) verfolgen konnte (54).

6. Henschens Schlußfolgerungen aus der Hirnpathologie über den Verlauf der Sehstrahlung und die Lage sowie die Ausdehnung der corticalen Sehsphäre (Abb. 6).

Die anatomische Darstellung der Sehstrahlung bei Henschen hat etwas ungemein Anziehendes, sofern er den Mut zeigt, Gedanken konsequent zu Ende zu denken. Wir vermissen bei ihm jenes ewige Hin und Her wie bei v. Monakow, jenes Überschreiten der Toleranz gegen andere Auffassungen, welche die Unsicherheit in den eigenen Befunden durchblicken läßt. Klipp und klar äußert er seine Ansichten und vertritt sie. Er kann das heute mit gutem Gewissen, da die gesamten Kriegserfahrungen für die von ihm vertretene Annahme einer umschriebenen Lokalisation im Gehirn sprechen. Es würde an dieser Stelle zu weit führen, die Begründung seiner Theorie eingehend zu würdigen. Hier soll sie nur so weit zu Rate gezogen werden, als sie zeigt, zu welcher anatomischen Darstellung der Sehstrahlung die Hirnpathologie geführt hat.

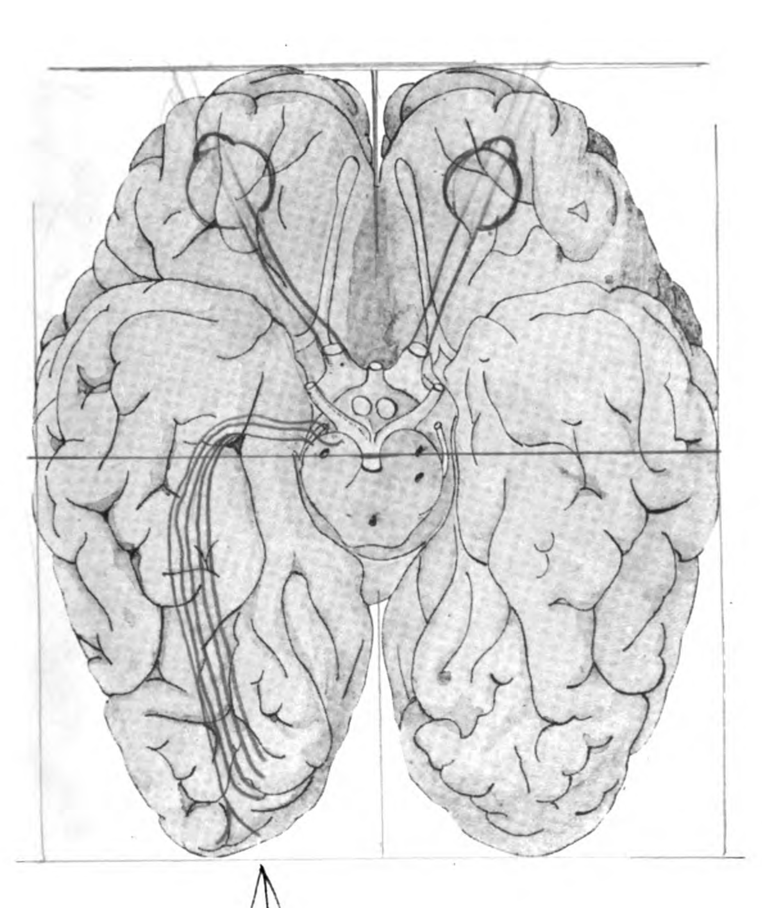
„Die von den großen Knieganglienzellen ausgehenden Nervenfasern, die die retinalen Sehempfindungen zentripetal leiten, schwenken vom lateralen Knieganglion lateralwärts hin und bilden das Wernickesche Feld, verlaufen dann nach unten parallel mit der lateralen Wand des Hinterhorns und bilden daselbst ein etwa 5(—10) mm hohes, kompaktes Bündel, das nachher in sagittaler Richtung etwa in der Höhe der zweiten Temporalwindung und des Sulcus temp. secundus verläuft. An einem Schnitt 6—7 cm vor dem Occipitalpole bildet die Sehbahn ein geschlossenes, etwa 5(—10) mm hohes und 2—3 mm dickes Bündel, das am latero-ventralen Winkel des hinteren Hornes verläuft und je weiter nach hinten sich um so mehr diesem Winkel nähert und sich selbst ventral vom Hinterhorn ausdehnt. In diesem Bündel liegen die Sehfasern des dorsalen Retinalquadranten dorsal, die des ventralen ventral.

Die Lage der makulären Fasern ist zwar nicht bekannt, wahrscheinlich liegen sie in der Mitte, ob aber mehr lateral oder medial ist nicht erwiesen.

Die Sehbahn bildet nur den ventralen Abschnitt der mächtigen anatomischen Bildung, die unter dem Namen des occipitalen, sagittalen, vertikalen Marks geht (Radiatio thalamo-occipitalis Gratioletii). Von vielen wird sie der „Sehstrahlung" oder den „Sehstrahlungen" gleichgestellt, aber der Name „Sehstrahlung" ist ein physiologischer Name und muß richtiger der Sehbahn, also nur dem ventralen Abschnitte des occipitalen Marks, vorbehalten werden.

Das occipitale Mark besteht aus drei vertikalen Blättern oder Schichten. Die zentripetal leitenden Sehfasern liegen nur in der lateralen Schicht. Die mittlere ist zentrifugal und verbindet die Rinde mit den optischen Zentralganglien, leitet also nicht die retinalen Sehempfindungen nach der Rinde hin, sondern vermittelt wahrscheinlich die von der Rinde kommenden Sehempfindungen und Reflexe. Die medialste Schicht des Marks ist eine Assoziationsschicht, die die Balkenfasern enthält.

Hieraus ergibt sich, daß nur eine Läsion, die die in der äußeren Schicht — dem Fasc. long. inf. — liegenden Fasern oder die Sehbahn direkt oder indirekt trifft, Sehstörungen hervorrufen kann, die alsdann immer in Form einer homonymen Hemianopsie auftreten, vollständig, quadrantisch oder als Skotome (die letzte Form bisher nicht klinisch gefunden). Homonyme Fasern liegen nämlich in der occipitalen Bahn zusammen.



Repeat

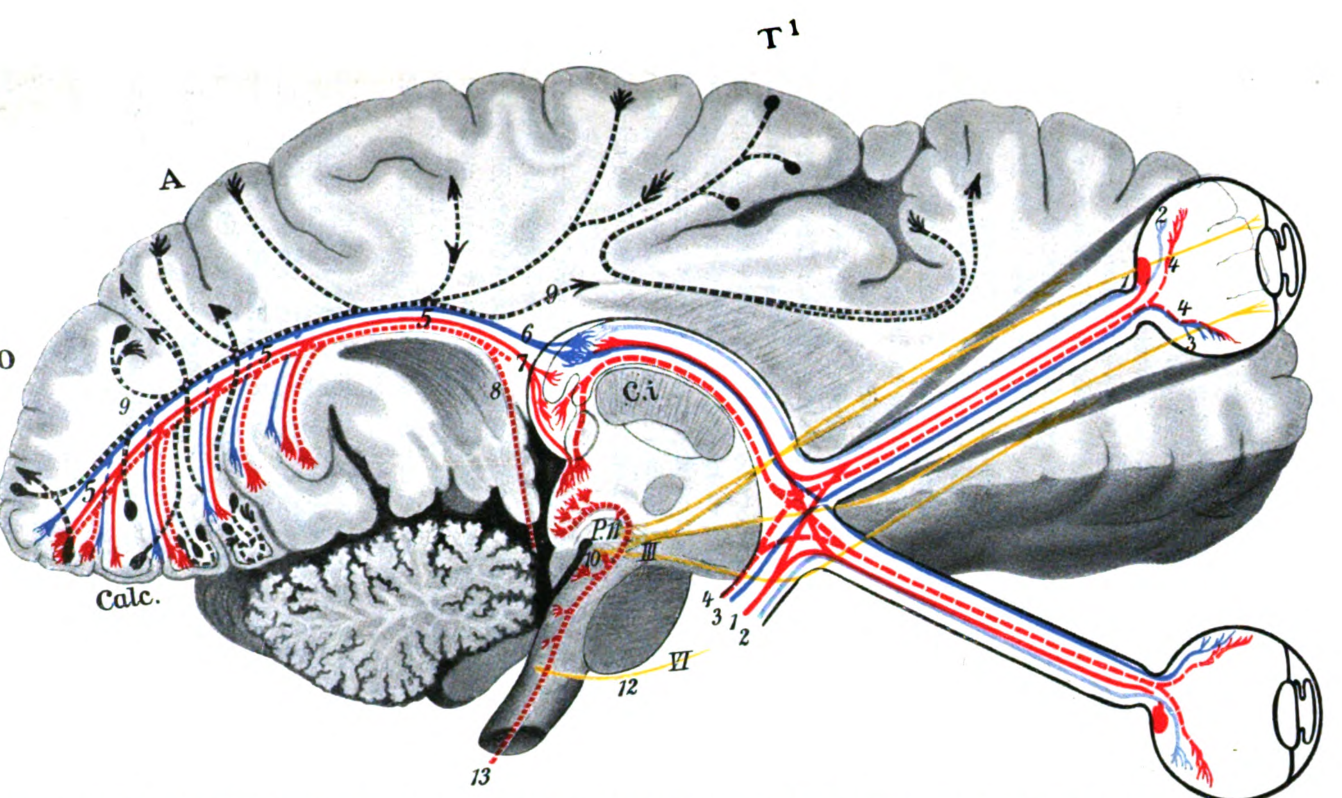


Abb. 6. Schema der Sehbahn nach Henschen. A. Frontales Neuron. 1 rot: makuläre Fasern. 2 hellblau: direkte (ungekreuzte) Fasern. 3 dunkelblau: gekreuzte Fasern. 4 rot, gestrichelt: Pupillenfasern. B. Occipitales Neuron. 5 blau-rot-rot: die sog. Sehstrahlung. 6 blau: Stratum laterale Fascicul. longit. inferior — corticopetale Fasern. 7 rot: Stratum intermedium — corticofugale Fasern. 8 rot, gestrichelt: Stratum mediale — Assoziationsfasern des Balkens. 9 schwarz, gestrichelt: Verbindungen des Sehzentrums (direkte und indirekte). C. Motorische Systeme. 10 gelb: III Oculomotoriuskern und Fasern. 11 gelb P.: Pupillenkern und Fasern. 12 gelb VI: Abducens. 13 rot, gestrichelt: Fascic. long. posterior.

Die Sehbahn liegt also im Mark im Bereiche des Temporallappens, ihr dorsalster Punkt erreicht nahezu die untere Begrenzung des Parietalmarks; hinten liegt sie im Mark des Occipitallappens dorsal von der occipito-temporalen Windung".

Diese „im Parietal-Temporal- oder richtiger nur im Temporallappen tief im Mark gelegene, daselbst gewissermaßen sehr geschützte Sehbahn, die dort ein geschlossenes Bündel an der lateralen Wand des Hinterhorns bildet, löst sich beim Eintritt in den Occipitallappen sowohl in vertikaler wie in frontomedialer Richtung fächerartig in ihre Endfasern auf, die nach der an der medialen Fläche liegenden Sehrinde verlaufen, um hier zu endigen. Die Fasern von den verschiedenen Retinalpunkten liegen deswegen im Occipitallappen nicht länger dicht zusammen; und Läsionen kleinerer Ausdehnung, wie kleine Erweichungen, Blutungen und Geschwülste können also im Occipitallappen oft eine kleinere Anzahl der Sehfasern treffen, ohne die gesamte Sehbahn zu beeinträchtigen oder zu zerstören. Infolgedessen bedingen kleinere Läsionen oft nur begrenzte Gesichtsfelddefekte in Form von Quadranten oder Sektoren oder kleineren Skotomen. Immer sind diese hemianopisch, und wenn auch selten mathematisch einander deckend, doch im ganzen von gleicher Form und Größe.

Die Sehbahn bildet im Occipitallappen ein vertikales Blatt von vorne etwa 20 mm Höhe. Sie liegt vorne etwa 20 mm von der lateralen Rinde entfernt, etwa 25 mm von der medialen und etwa 15 mm von der ventralen Rindenfläche entfernt. Von der dorsalen Hälfte verlaufen die Fasern bogenförmig nach der oberen Lippe der Fiss. calcarina, von der unteren zur ventralen. Die Fasern der Rinde des Calcarinabodens schwenken sich teils nach oben, teils nach unten zur Sehstrahlung und es scheint der Boden so auf zweierlei Wege seine Fasern zu bekommen.

In der Spitze des Occipitallappens verlaufen die Sehfasern fächerartig zur Rinde.

Die Sehrinde nimmt, wie schon erwähnt, nur die Lippen und den Boden der Fiss. calcarina ein und dehnt sich auf die mediale sichtbare Fläche nur auf einige Millimeter, verschieden bei verschiedenen Individuen, aus. Sie fällt mit der Area striata zusammen, jedoch ist nicht klinisch nachgewiesen, ob der Pol des Occipitallappens, obschon der Area striata histologisch angehörend, auch der Sehrinde zugerechnet werden darf oder nicht."

„In der Sehrinde findet eine fixe Projektion der Retina statt, die Sehrinde ist ein Abklatsch der Retina — eine Retina corticalis. Die obere Lippe entspricht der oberen Retinahälfte, die untere der unteren, der Boden also der Horizontallinie der Retina. Also ruft die Zerstörung der dorsalen Calcarinalippe eine Quadrant-Hemianopsie nach unten, die der ventralen Calcarinalippe eine Quadrant-Hemianopsie nach oben, die Zerstörung des Bodens der Calcarinarinde ein Horizontalskotom hervor.

Jede Läsion der Calcarinarinde ruft ein entsprechendes dauerndes Skotom von konstanter Lage hervor.

Das Makularproblem ist noch nicht mit Sicherheit gelöst. Ältere Beobachtungen machten es wahrscheinlich, daß die Makularrinde vorne im Boden der Fissur liegt, mehrere neuere dagegen sprechen entschieden dafür, daß sie weiter nach hinten liegt. Die Makularrinde hat wahrscheinlich eine verhältnismäßig große Ausdehnung, ist aber inselförmig vertreten. Es gibt eine Projektion auch in der Makularrinde.

Jeder Punkt der Macula ist in der Regel bilateral vertreten, selten dagegen nur in einer Hemisphäre (Wilbrand, Henschen).

Es besteht also in der ganzen Sehbahn und in der Sehrinde eine fixe mit den Retinalelementen homologe Anordnung der Elemente (24)."

„Die corticale Retina hat folgende Funktionen: In erster Hand die Seheindrücke, wahrscheinlich mittels der Fasern des Gennarischen Streifens in die Sternzellen aufzunehmen; und zwar je nach der Lage der Retinaleindrücke an entsprechenden Punkten der Calcarinarinde. Dadurch werden die Gegenstände im Sehfeld lokalisiert. Diese Lokalisation ruft reflektorisch gewisse Augenbewegungen in bestimmter Richtung hervor, wodurch eine Orientierung im Raume zustande kommt. Auch ist nach Mott, Sherrington u. a. die mediale Fläche für elektrische Ströme reizbar. Die Projektion der Retina auf die Rinde hat also den Zweck, uns zu orientieren und zu schützen. Die Rindenelemente werden innerviert und korrespondieren mit homologen Punkten der beiden Augen, wodurch das stereoskopische Sehen zustande kommt. Auch das Farbensehen wird durch die Area striata vermittelt (nicht durch den Lobulus occipito-temporalis), ob durch besondere Zellen oder nicht, ist nicht erwiesen. Assoziationsfasern verbinden die Elemente der beiden Hemisphären zum Zwecke des Zusammenwirkens. Die Calcarinarinde ist etwa viermal so ausgedehnt wie die Retina. Infolge der kleinen Ausdehnung dieser Rinde läßt sich kaum denken, daß unsere Gesichtserinnerungen dort deponiert werden können, sondern nur die primären Sehempfindungen werden dort aufgenommen. Diese werden nach und nach zu anderen entfernteren Zentren unmittelbar und unaufhörlich übergeführt, und zwar durch Assoziationsfasern, die die Calcarinarinde mit anderen Gebieten im Occipitallappen und der Occipitotemporalgegend und den Gyrus angularis verbinden, wo also die Gesichtserinnerungen deponiert oder weiter verarbeitet werden. Diese Rindengebiete sind also im Vergleich mit der Calcarinarinde höhere psychische Zentren, in denen keine Projektion existiert. Ein solches Zentrum ist das Lesezentrum im Gyrus angularis. Die Calcarinarinde wirkt also wie ein Spiegel oder wie die Retina, wo die Bilder aufgenommen werden, um sofort ausgewischt zu werden. Die Calcarinarinde ist also eine corticale Retina (24)."

7. Adolf Meyers hirnpathologische Befunde mit Rücksicht auf den Verlauf der Sehstrahlung.

Meyer gibt in glänzender Darstellung Bericht über zwei pathologisch anatomisch bearbeitete Fälle. „The geniculocalcarine tract was thus obtained in pure culture in the first case (although not quite complete), and in the second case with additionel preservation of the radiation of pericalcarine cortex. In both of these cases we can see how the ventral part of the optic radiation plunges first forward from the external geniculate body into the empty temporal lobe and the backward to the calcarine cortex as external sagittal marrow or „inferior longitudinal fasciculus", which evidently is not an association bundle, but essentially the ventral part of the geniculocalcarine path, since there is no temporal cortex to connect it with." „The most ventral bundles evidently are the ones which make the long detour toward the temporal pole and end in the most anterior parts of the calcarine cortex." „Only the dorsolateral bundles

of the geniculocalcarine tract are direct; the more ventral part participates in the detour toward the temporal pole.“ „The fact that the individual bundles do not change more in size on their way from the geniculate level backward, speaks very much against their giving off fibers to the lateral cortex (angular gyrus).“ „The internal and external sagittal marrows are much more independent from one another than is granted by most writers.“

In bezug auf die Sehsphäre stimmt der Autor einer Abgrenzung zu, wie sie myelogenetisch von Flechsig, pathologisch-anatomisch von Henschen, cytoarchitektonisch von Bolton, Brodmann und Campbell gefunden worden ist. „The fiber connections of this area (striata) form a cone-shaped cap over the occipital horn of the lateral ventricle. The most posterior fibers turn from the

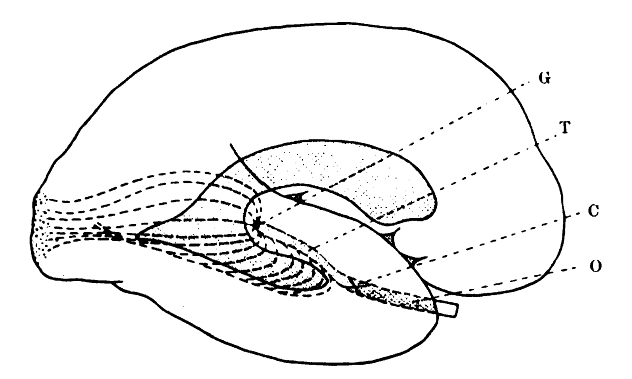


Abb. 7. Diagrammatic representation of the geniculo-calcarine pathway according to Meyer. Modified from Cushing (loc. cit.). G geniculate body. T optic tract. C chiasma. O optic nerve. Ventrale Sehbahnfasern nach oralen, dorsale Sehbahnfasern nach caudalen Abschnitten der corticalen Sehsphäre. Ungeklärt bleibt die Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina. Sicher nicht richtig wiedergegeben ist, wie man sich an Horizontalschnitten überzeugen kann, der Verlauf der die temporale Schlinge (Temporal loop) bildenden Fasern entlang dem Tractus opticus.

calcarine cortex around the posterior end of the ventricle into its lateral wall. Part of the fibers pass over the dorsal, part around the ventral side of the ventricle, and they all reach the retro-and infralenticular part of the corona radiata from the lateral side of the ventricle, the ventral fibers only after having been pocketed out by the temporal horn of the lateral ventricle. The basal connections are the external geniculate body for the external sagittal marrow; the pulvinar, middle layer of the anterior colliculus, and lateral part of the crus cerebri for the internal sagittal marrow. The innermost layer next to the ventricle lining is, as throughout the hemisphere, formed by the tapetum or callosum. In the temporal region the auditory radiation to the transverse temporal gyrus and Tuercks bundle to the lateral part of the crus and part of the anterior commissure complicate the simple arrangement of the visual fibers of the optic path. On the dorsal side the parietal contingent of the corona radiata is to be marked off from the dorsal fibers of the optic radiation and the fibers to the posterior part of the fornicate gyrus. On the ventral side there are probably some fibers passing toward the hippocampus, or possibly the fusiform and lingual gyri (37)“.

8. Brouwers kritische Stellungnahme zu den Lokalisationstheorien auf Grund eigener Befunde.

An der Hand zweier Fälle mit Ausfallserscheinungen im cerebralen optischen Gebiete, die klinisch beobachtet und anatomisch kontrolliert worden waren, erörtert Brouwer die drei folgenden wissenschaftlichen Streitfragen:

„1. Verläuft die Strahlung der optischen Fasern nur nach der Rinde der Fissura calcarina, oder dehnt sie sich auch über die anderen Gebiete des Hinterhauptlappens aus? Ist also die Einstrahlung der optischen Fasern in die Hirnrinde eine kleine oder eine große?

2. Wie geschieht die Projektion der Retina im cerebralen optischen Systeme?

3. Wie hat man sich die Projektion der Macula lutea auf die Rinde des Occipitallappens zu denken?"

Das zugrunde liegende Material ist, kurz zusammengefaßt, folgendes. „Im ersten Fall handelte es sich um eine Patientin mit doppelseitiger Hemianopsie, bei welcher das zentrale Sehen abgeschwächt, jedoch deutlich erhalten war. Erscheinungen von Seelenblindheit waren nicht vorhanden, das optische Erinnerungsvermögen und die optische Phantasie waren nicht beschädigt. Bei der Sektion fand sich in beiden Occipitallappen ein Herd, welcher die Regio calcarina selbst nur wenig primär lädiert hatte. An beiden Seiten war der hintere Teil des Occipitallappens völlig von der Sehstrahlung abgeschnitten worden. In der Rinde der rechten Hemisphäre lag die primäre Veränderung hauptsächlich ventral, und zwar im Gyrus fusiformis, Gyrus occipitalis inferior und im occipitalwärts gelegenen Abschnitt des Gyrus temporalis inferior. In der linken Hemisphäre lag die ursprüngliche Veränderung der Rinde mehr lateralwärts, und zwar in der zweiten und dritten Occipitalwindung, im occipitalen Abschnitt der mittleren Temporalwindung und im Gyrus fusiformis. Von den Strata sagittalia war rechts nur eine Partie des dorsalen Abschnittes erhalten geblieben, während links daneben noch ein kleiner Teil im ventralen Schenkel der Strahlungen unverändert war. In beiden Corpora geniculata externa fanden sich tiefe sekundäre Degenerationen, während schließlich außer diesen beiden größeren Herden noch mehrere kleinere Herde über das Mark zerstreut waren.

Im zweiten Falle handelte es sich um eine Patientin mit linksseitiger Hemianopsie. Bei der Obduktion fand sich ein Herd im medio-ventralen Teil des rechten Occipitallappens. Dieser Herd zerstörte die ganze Calcarinazone, außer einer kleinen Partie im vorderen Abschnitt derselben. Der Lobus lingualis und fusiformis waren primär beschädigt, so auch der am weitesten occipitalwärts gelegene Teil der unteren Temporalwindung. Es wurde eine erhebliche Läsion der Sehstrahlung konstatiert und ein maximaler Zellausfall im Corpus geniculatum externum. In der linken Hemisphäre fand sich als wichtigste Veränderung ein circumscripter Herd im dorsalen Teil der Strata sagittalia, welcher von einem circumscripten Zellen- und Faserausfall in der dorsalen Hälfte des Corpus geniculatum begleitet war."

Aus diesen Tatsachen schließt Brouwer in bezug auf die Abgrenzung der corticalen Sehsphäre, „daß die Projektion der optischen Fasern nur nach der medialen Seite des Occipitalhirns stattfinden kann und daß die Lehre, daß nur die Area striata die Empfangsstation der optischen Reize bildet, richtig sein muß."

Sehr interessant ist Brouwers kritische Stellungsnahme zur Auffassung Henschens, Flechsigs und v. Monakows zur gleichen Frage. Die wichtigsten Argumente, welche Henschen zur Verteidigung seiner Theorie von Lage und Ausdehnung der corticalen Sehsphäre benutzt, scheinen ihm die folgenden: „1. Läsion der medialen Seite des Occipitallappens verursacht Hemianopsie, auch dann, wenn die Sehstrahlung verschont bleibt; Läsion der lateralen Oberfläche des Occipitallappens ergibt nur Sehstörungen, wenn die Sehstrahlung berührt wird. 2. Die Regio calcarina ist anders gebaut als die übrige Rinde des Occipitallappens. 3. Die myelogenetischen Untersuchungen weisen mit Bestimmtheit darauf hin, daß die primäre Strahlung aus dem Corpus geniculatum externum nur nach der medialen Seite des Occipitallappens verläuft." Den ersten beiden Punkten stimmt Brouwer unbedenklich, dem dritten nur vorbehaltlich zu. Flechsig habe bekanntlich zuerst angegeben, daß beim Neugeborenen myelinisierte Fasern aus dem Corpus geniculatum externum entspringend nur nach der medialen Seite des Occipitalhirns verlaufen, man also mit dieser Methode die Fasern der geniculo-optischen Strahlung direkt isoliert verfolgen könne. Diese Beobachtung sei dann von Hoesel noch einmal nachgeprüft und bestätigt worden. Diese Resultate seien aber mit einiger Vorsicht aufzunehmen, „denn die Tatsache, daß in dieser Lebensperiode nur Fasern myelinisiert sind, welche in der oben angegebenen Weise verlaufen, beweist noch nicht, daß diese Fasern die ganze Strahlung des Corpus geniculatum externum bilden. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß später noch andere Fasern ihr Mark bekommen, welche doch zu der optischen Projektionsstrahlung gehören. Sonst wäre auch in der Beobachtung von Hoesel nicht zu verstehen, warum die Fasern bei seinem Neugeborenen nur nach der Unterlippe der Fissura calcarina verliefen; die Oberlippe gehört doch sicher ebenfalls zu dieser Projektionsstrahlung." Dazu kann hier schon bemerkt werden, daß es sich mit der Deutung der von Hoesel gemachten Beobachtung sicher anders verhält als Brouwer annehmen zu müssen glaubt. Die Area striata variiert hinsichtlich ihrer Ausdehnung, wie wir heute wissen, nicht nur im Bereiche des Occipitalpols sehr stark (Brodmann, Landau), sondern vor allem auch im Bereich der Oberlippe der Fissura calcarina, und in der vorliegenden Arbeit wird eine hierher gehörende Variation demonstriert werden, die dem von Hoesel mitgeteilten Fall durchaus entspricht, sofern auch hier die Oberlippe der Fissura calcarina nahezu in ihrer ganzen Länge von der Area striata unbesetzt bleibt. Ganz gewiß mußte mit einer späterhin noch stattfindenden Anreicherung der im myelogenetischen Präparat sichtbaren Fasersysteme gerechnet werden. Erstaunlich ist aber die geringe Abweichung, die das stark entfärbte Faserpräparat vom Erwachsenen in bezug auf Form und Faserverlauf der Sinnesbahnen erkennen läßt. Das gibt sogar v. Monakow zu.

Nach Brouwers Ansicht soll nun die Überlegung, daß die Myelinisationsmethode nicht alle Fasern eines bestimmten Systemes zu zeigen braucht, auch die Meinungsdifferenz über den Fasciculus longitudinalis inferior aufklären. „Bekanntlich wurde dieses Bündel in älterer Zeit als ein Assoziationssystem betrachtet, bis Flechsig durch seine Methode der Markreifung nachwies, daß hierin viele Fasern der optischen Strahlung verlaufen. Mehrere Autoren schlossen sich ihm an, und der Fasciculus longitudinalis inferior wurde dann als ein Projektionssystem betrachtet. Dagegen hat v. Monakow immer protestiert." Die Diskrepanz

der Ansicht v. Monakows und Flechsigs läßt sich indes so einfach nicht beseitigen, ihr Wesenskern liegt tiefer und hellt sich aus den Gründen auf, die v. Monakow dazu führten, die corticale Sehsphäre nicht auf das Bereich der Area striata der Occipitalrinde zu beschränken. Brouwer diskutiert diesen Punkt auch, und zwar mit folgenden Worten. „Die Ursache, daß v. Monakow zu einer anderen Auffassung gekommen ist, scheint mir darin gelegen zu sein, daß seine Erfahrung und Theorie an der Hand größerer Herde aufgebaut worden ist, welche mehr frontalwärts im Gehirn die Strata sagittalia über größere Strecken vernichten, wodurch auch massenhafte Assoziationsfasern zerstört werden. Dadurch entstehen in den Weigert-Pal-Präparaten weiße Degenerationsstreifen nach der lateralen Seite der Occipitalwindungen und dem Gyrus angularis hin; man kann dann natürlich von dieser Degeneration nicht mehr sagen, ob sie durch Zerstörung von Projektions- oder von Assoziationssystemen hervorgerufen ist.“ Das mag zutreffend sein, Brouwer übersieht aber völlig die Tatsache, daß Flechsig und nach ihm Henschen und viele andere die Sehstrahlung als im Stratum sagittale externum, v. Monakow aber ursprünglich im Stratum sagittale internum verlaufend angenommen hat. Wie sinnverwirrend z. B. die Gleichsetzung der „Sehstrahlung“ mit dem Stratum sagittale internum wirkt, geht aus einem bei Lenz zitierten Satz eines sogenannten Dezentralisten deutlich hervor, daß „Läsionen der dorsalen Etage der Sehstrahlung in der ganzen Länge der Erweichung den Einstrahlungsbezirk für die ganze dorsale Hälfte der L. occip. (mediale, obere und laterale Rindenfläche) zerstören, während Vernichtung der ventralen Etage des Strat. sag. int. alle auf der betreffenden Strecke einstrahlenden Fasern der ventralen Hälfte des Occipitallappens unterbricht (mediale, ventrale und laterale Rindenfläche desselben; horizontale Trennungslinie der oberen und unteren Hälfte des Lappens der Fiss. calc.)“.

Was eine genaue physiologisch-anatomische Projektion bestimmter Abschnitte der Retina auf das Corpus geniculatum externum, auf die Sehstrahlungen und auf die Rinde betrifft, so führt Brouwer aus seinem eigenen Material zwei markante Tatsachen an, die es wahrscheinlich machen, daß in dem optischen Systeme eine strenge Projektion besteht. Einmal ist es die Wahrnehmung, daß in der rechten Hemisphäre fast die ganze Calcarinazone zerstört worden war unter Aussparung einer kleinen Partie in ihrem vorderen Abschnitt und dementsprechend das Corpus geniculatum externum fast ganz degeneriert war mit Ausnahme einer kleinen Partie in seinem vorderen Abschnitt. Zum anderen die Tatsache, daß eine streng umschriebene Degeneration in der Sehstrahlung der linken Hemisphäre von einem scharf umschriebenen Zellausfall im Corpus geniculatum externum begleitet war. Indes glaubt er auf Grund seines eigenen Beobachtungsmaterials der Auffassung Henschens von der vertikalen Gliederung der corticalen Sehsphäre nicht beipflichten zu können und betrachtet die Frage als noch völlig im Fluß befindlich.

Mit Rücksicht auf die Lokalisation der Macula lutea im Gehirn formuliert Brouwer folgende Ansicht. Die Theorie der inselförmigen Vertretung der Macula in dem hinteren Teil der Fissura calcarina (Lenz) stimmt mit dem eigenen Befunde im Falle doppelseitiger Hemianopsie bei erhaltenem zentralen Sehen nicht überein. Die Untersuchung an Serienschnitten zeigte, „daß sich in dem hinteren Abschnitt der beiden Occipitallappen ein Herd befindet, welcher das

ganze zentrale Markfeld einnimmt, wodurch die Verbindung der Sehstrahlung mit diesem occipitalwärts gelegenen Gebiet der Calcarinarinde aufgehoben wurde. Während des Lebens haben also keine Lichtreize von den Corpora geniculata externa die Rinde des Occipitalpoles erreichen können. Der Rest des zentralen Sehens kann also nicht mit diesem hinteren Abschnitt der Calcarinarinde stattgefunden haben". Gegen die Theorie der Doppelversorgung macht er die Einwände, daß die gabelförmige Verteilung der Opticusfasern im Chiasma beim Menschen anatomisch nicht erwiesen sei, daß im Widerspruch dazu bei Tractusläsionen die vertikale Trennungslinie des hemianopischen Gesichtsfeldes durch den Fixierpunkt gehe und von einer Aussparung der Stelle des zentralen Sehens nichts zu finden sei, daß ferner die Entstehung zentraler Skotome bei einseitiger Läsion des Cortex cerebri sowie die Maculaaussparung bei corticalen Herden in der individuellen Variationsbreite keine ausreichende Begründung finde und endlich auch die von Heine und Lenz inaugurierte supragenikuläre Gabelteilung in der Sehbahn zur Doppelversorgung der Macula mittels des Balkens bisher noch nicht aufgefunden worden sei[1]). Einen Fall von totaler Verdunkelung des Maculafeldes allein habe auch der Krieg nicht geliefert. In gleicher Weise wendet er sich aber auch gegen v. Monakows Auffassung, daß die Maculafasern sich ohne jede feinere Lokalisation über das Corpus geniculatum externum ausbreiten und über eine große Strecke des Occipitallappens diffus ausstrahlen sollen. „Die Annahme, daß diese Maculagegend in der Rinde zwar eine gut lokalisierte, aber eine große Ausbreitung besitzt, erklärt besser als die Auffassung einer diffusen Ausstrahlung der Maculafasern in das Corpus geniculatum externum und in den Cortex die Existenz zentraler Skotome, welche mehrfach bei corticalen Läsionen auftreten. Daß diese Skotome in Größe und Form sehr variieren, ist durch die wechselnde Ausbreitung der Läsionen zu erklären, welche verschiedene Teile eines derartig großen Abschnittes der Calcarinarinde zerstören können."

Was nun die Verhältnisse in den Sehstrahlungen betrifft, so hebt er hervor, „daß im Prinzip wenigstens eine Lokalisation vorhanden sein muß. Daß dieses auch für die Maculafasern zutreffen muß, ist deutlich. Sie müssen aber auch hier einen wichtigen und ausgebreiteten Abschnitt der optischen Fasern ausmachen. Mein Befund in dem ersten Fall, in welchem an beiden Seiten nur der dorsale Teil der Strahlungen erhalten war, während an beiden Seiten des Fixierpunktes das zentrale Sehen möglich war, macht es durchaus wahrscheinlich, daß in diesem dorsalen Teil der Strata Maculafasern verlaufen."

9. Heines Theorie des stereoskopischen Sehens.

Der wissenschaftliche Hilfsbegriff vom „imaginären Einauge" im Sinne von Hering besagt, daß beide Augen nicht zwei voneinander relativ unabhängige Organe sind, wie zwei Arme oder zwei Beine, sondern daß sie ein Doppelorgan darstellen, welches aufhört als solches zu existieren, wenn die eine Hälfte zugrunde gegangen ist. „In ganz besonderem Sinne verdient die Stelle des schärfsten Sehens die Betrachtung von diesem Standpunkt aus. Ist der ruhende Blick beider Augen auf einen körperlichen Gegenstand gerichtet, so erhalten beide

---

[1]) Dieser anatomische Nachweis wurde inzwischen durch die vorliegende Arbeit erbracht. Vgl. Abb. 87 u. 88.

Augen zwei Bilder des Gegenstandes in der Macula, welche geringe Differenzen zeigen, Differenzen, welche wir aber nicht als solche, sondern als Tiefenunterschiede empfinden. Beide Bilder werden also zu einem Einbilde verschmolzen, und dieses Einbild erfährt in der Hirnrinde seine plastische Deutung. Welches Halbbild wir mit dem rechten und welches wir mit dem linken Auge sehen, wissen wir nicht, trotzdem ist dieses für die Deutung des Einbildes durchaus nicht gleichgültig. Vertauschen wir zwei stereoskopische Halbbilder miteinander, oder betrachten wir zwei stereoskopische Halbbilder mit gekreuzten Blicklinien, so erhalten wir pseudostereoskopischen Effekt, d. h. wir sehen vorn und hinten vertauscht. Das Zustandekommen solcher Tiefenwahrnehmung können wir uns, glaube ich, nicht anders als mit Hilfe einer nervösen Doppelversorgung der Macula vorstellen. Die Frage ist nur, wie sollen wir uns diese Doppelversorgung vorstellen?"

Theoretisch scheinen drei Wege möglich: „1. Entweder nehmen wir an, daß von jedem Retinalzapfen der Fovea zwei Fasern ausgehen, deren eine in das rechte, deren andere in das linke Hirn einmünde. Korrespondierende Zapfen könnten ihre Fasern an dieselbe Stelle senden. 2. Jeder Zapfen entsendet nur eine Faser (von den vermittelnden Neuronen sei hier abgesehen), diese Faser gehe aber im Chiasma eine Bifurkation ein . . . 3. Könnte die Doppelversorgung durch weiter zentralwärts gelegene Commissuren bzw. Kollateralen bedingt sein.

Die ersten beiden Möglichkeiten scheinen deshalb wenig wahrscheinlich, weil wir uns bei einer derartigen Anordnung schwer vorstellen können, daß die vertikale Trennungslinie bei Hemianopsie durch den Fixierpunkt linear hindurchgehen kann, wie es doch für eine Reihe von Fällen klinisch gesichert scheint. Wir müßten vielmehr immer eine, wenn auch geringe „Aussparung" der Macula erwarten. Fände im Chiasma eine Bifurkation der Fasern statt, so könnten wir erwarten, daß das makuläre Bündel im Tractus opticus doppelt so groß wäre, als im Nervus opticus. Dafür haben wir aber keinerlei anatomische Anhaltspunkte.

Die ungezwungene Annahme scheint die zu sein, daß die Doppelversorgung der Macula durch zentrale Commissuren bedingt ist. Lokalisiert denken können wir uns diese in der Gegend des Aquädukt über und vor dem Corpus quadrigeminum, vielleicht auch in der Regio hypothalamica, endlich im Caudalende des Balkens. Für diese letztere Möglichkeit spricht eine Beobachtung von Déjérine (s. sein Lehrbuch S. 797), welcher bei einem Herd im Cuneus degenerierte Faserzüge durch den Forceps major zur anderen Seite hinüber ziehen sah. Auch die individuellen Verschiedenheiten in der Größe des doppelt versorgten Bezirks, bzw. des „überschüssigen" Gesichtsfeldes scheinen durch die Annahme corticaler Commissuren oder subcorticaler Kollateralen befriedigend erklärbar, denn daß derartige zentrale Bahnen individuell weitgehend differieren, ist ein allgemeines Postulat."

„Abb. 8 zeigt, wie eine exzentrische Tiefenwahrnehmung zustande kommt: Es leuchtet ohne weiteres ein, daß eine solche Tiefenwahrnehmung auch bei rechtsseitiger Hemianopsie mit durchgehender Trennungslinie noch möglich sein muß. Befindet sich z. B. ein Herd in ×, der die Sehstrahlung vor dem Abgang der Kollateralen zerstört hätte, so müßten wir eine komplette rechtsseitige Hemianopsie erwarten, aber noch gute exzentrische Tiefenwahrnehmung verlangen dürfen. Ja selbst das ganze linke Hirn könnte fehlen, ohne diese

Tiefenwahrnehmung zu beeinträchtigen. Liegt ein Herd oberhalb der Abgangsstelle der Kollateralen (♯), so müssen wir ein Gesichtsfeld mit ausgesparter Macula erwarten. In solchen Fällen wäre trotz Hemianopsie noch eine exzentrische Tiefenwahrnehmung innerhalb eines gewissen Bezirks möglich. In einem Falle von rechtsseitiger Hemianopsie mit ausgesparter Macula fand ich dieses in der Tat genau den Erwartungen entsprechend. Besonderes Interesse würden Fälle von bitemporaler Hemianopsie bieten: bei diesen dürften wir nur von relativ näher als der Fixierpunkt gelegenen Objekten eine unmittelbar sinnliche Nähevorstellung erhalten, während für relativ entferntere, sagittal hinter f gelegene Objekte die Bahnen unterbrochen sind. Herde, welche die Commissurenkreuzung treffen, müssen die feinere Tiefenwahrnehmung vernichten, ohne die Sehschärfe notgedrungenerweise zu beeinträchtigen.

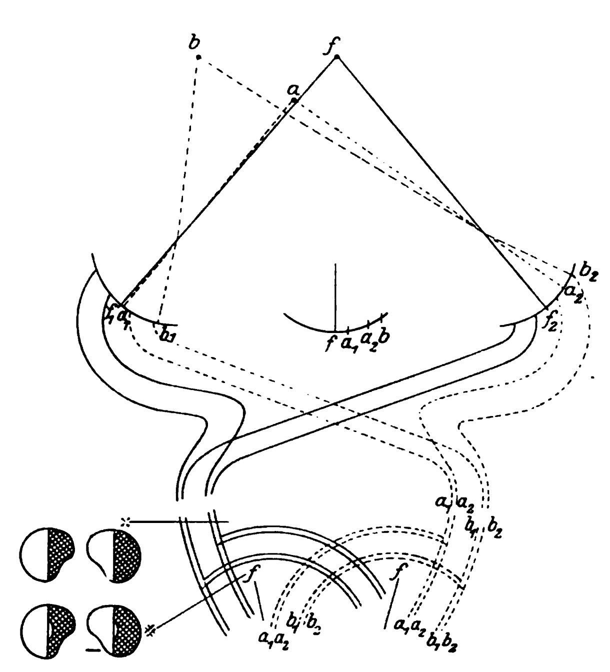


Abb. 8. Schematische Darstellung von Kollateralcommissuren der Sehbahn nach Heines Theorie des stereoskopischen Sehens.

Das Schema der Doppelversorgung der Macula veranschaulicht uns verschiedene Formen typischer Gesichtsfeldstörung: Komplette und inkomplette Hemianopsie (Hemianopsie mit ausgesparter Macula), ferner die heteronyme Hemianopsie, weiter das binokulare Einfachsehen, endlich die zentrische und exzentrische Tiefenwahrnehmung. Es läßt verstehen, daß wir Sehschärfe und Tiefenwahrnehmung streng auseinander halten müssen. Ohne die Kollateralencommissur können wir wohl noch gute Sehschärfe haben, auch können wir noch binokular einfach sehen, eine zentrische Tiefenwahrnehmung sensu strictiori ist indes nicht mehr möglich.

Wie groß ist dieser doppelt versorgte makulare Bezirk?

Vielleicht kann — abgesehen von den klinischen Erfahrungen bei Hemianopsie — folgender physiologische Versuch uns einigen, wenn auch nur individuell gültigen Aufschluß geben: Schieben wir bei dem Versuch der exzentrischen Stereoskopie (Dreistäbchenversuch) den rechten binokular fixierten Stab weiter nach rechts, so nehmen wir die Entfernungsdifferenz des mittleren Stabes immer exzentrischer wahr. Stellen wir den Versuch in der oben geschilderten Weise an, daß bei Fixierung des rechten Stabes der mittlere aus der Nullstellung nach vorn oder hinten so weit verschoben wird, bis der Beobachter die Entfernungsdifferenz erkennt, so sehen wir am mittleren Stabe zunächst keine

seitlichen Verschiebungen, sondern nur sagittale, d. h. die seitlichen Verschiebungen, welche beide Netzhautbilder ineinander entgegengesetzter Richtung machen, werden von uns im Sinne einer Tiefenwahrnehmung gedeutet. Aber schon bei einer Exzentrizität von 70—80 mm (auf 2,5 m Entfernung) ändert sich die Sache: Jetzt scheint der mittlere Stab nämlich ganz andere, und zwar deutlich seitliche Verschiebungen zu machen. Es scheint mir dies dafür zu sprechen, daß wir jetzt nicht mehr mit der doppelt versorgten Stelle sehen. In meinem Auge würde der doppelt versorgte Bezirk demnach fast 2 mm horizontalen Durchmesser haben (7—8 Grad). Vermutlich wird man hierfür weitgehende individuelle Verschiedenheiten finden. Ganz ähnliche Werte hat man bekanntermaßen bei Hemianopsien mit ausgesparter Macula gefunden."

Was an diesen Ausführungen Heines für die vorliegende Arbeit ungemein interessiert, ist die theoretische Forderung einer „Doppelversorgung durch weiter zentralwärts gelegene Commissuren bzw. Kollateralen". Der Hinweis auf Déjérine, welcher bei einem Herd im Cuneus degenerierte Faserzüge durch den Forceps major zur anderen Seite hinüber ziehen sah, stützt die Theorie recht unbefriedigend; denn sie fordert nicht Balkenfaserverbindungen schlechthin, sondern den anatomischen Nachweis eines Fasciculus corporis callosi cruciatus aus der Sehstrahlung. Die eigenen Untersuchungen werden zeigen, daß, wenn solche Balkenfasern aus der Sehstrahlung überhaupt abzweigen, mit großer Gewißheit der Ort angegeben werden kann, wo diese Teilungsstelle liegt.

10. Das klinische Material zur Pathologie der cerebralen Sehbahn und die von Lenz daraus gezogenen Schlüsse auf eine zentrale Doppelversorgung der Macula lutea.

Aus der Bearbeitung des überaus reichhaltigen bis zum Jahre 1909 bekannt gewordenen klinischen Materials zur Pathologie der cerebralen Sehbahn durch Lenz seien nur zwei Punkte herausgehoben, die für das vorliegende Problem wichtig erscheinen. Sie beziehen sich auf die Doppelversorgung der Macula lutea einerseits und Lage und Ausdehnung der corticalen Projektion der Macula lutea andererseits. Den letzten Punkt hat Lenz in allerneuester Zeit nochmals erörtert im Anschluß an Studien über die Sehsphäre bei Mißbildungen des Auges. Das Vorhandensein einer charakteristischen Maculaaussparung in vielen Fällen sofort beim Auftreten der Hemianopsie hatte Wilbrand notwendig zu der Annahme geführt, daß hier nicht etwas, was sich erst ausbildet (Restitutionsvorgang), sondern etwas Präexistentes im Spiele sein müsse und dieses Präexistente erblickte er in einer Doppelversorgung des makulären Gebietes derart, daß „in der makulären Region eines jeden Auges ein Zapfen durch eine im Chiasma sich dichotomisch teilende Faser mit beiden corticalen Sehzentren in Verbindung stehe. Dieses doppelt versorgte Gebiet sei verschieden groß und habe verschiedene Formen; es gäbe Individuen, bei denen die Doppelversorgung ganz fehlt und bei denen, falls sie eine Hemianopsie bekommen, die Trennungslinie genau vertikal verläuft. Für die Teilung der Nervenfasern im Chiasma soll sprechen, daß Ramon y Cajal etwas Derartiges bei Katzenembryonen gesehen und abgebildet hat, und daß Bernheimer solche geteilten Fasern auch beim Menschen beobachtet haben will." Die Maculaaussparung hat nun auch nach Lenz in der großen Mehrzahl der Fälle eine sehr charakteristische

Form der Grenzen. Die Nachprüfung an einem großen Material führte ihn zu der Ansicht, daß bei kompletter Leitungsunterbrechung eine typische Macula-aussparung nur dann zur Beobachtung komme, wenn der Herd zentralwärts von der Capsula interna gelegen sei (32). Später konnte er seine Erkenntnis dahin vertiefen, daß eine typische Aussparung bei der übergroßen Mehrzahl der Fälle nur bei Läsionen des zentralsten Teiles der Sehbahn besteht. „Bei einer Läsion der primären Zentren und des Anfangsteils der Sehstrahlung überwiegt die durch den Fixationspunkt gehende Trennungslinie. In gleichem Sinne sprechen die Fälle von Läsion des Tractus und des Chiasma. Absolut sichere Schlüsse im Sinne exaktester Trennung läßt das bisherige Material nicht zu aus dem Grunde, weil es teilweise noch recht spärlich ist, teils einer exakten namentlich auch mikroskopischen Untersuchung ermangelt. Die notwendige Folge sind Bedenken und Widersprüche, deren Lösung weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muß.

Im großen und ganzen dürfte es jedoch schon genügen, mit größerer Wahrscheinlichkeit den Weg der Doppelversorgung nicht in das Chiasma, sondern in den zentralen Teil der Sehbahn lokalisieren zu lassen. Die Grenze zwischen vorwiegendem Auftreten der Aussparung und vorwiegendem Fehlen derselben liegt etwa im mittleren Drittel des P.-Lappens, und auf diese Gegend weisen auch die Fälle hin, wo eine primäre vorhandene Aussparung durch Progreß des Herdes weiter nach vorn zum Verschwinden kam. Hier also zweigt mit aller Wahrscheinlichkeit die Doppelversorgung von der Sehbahn ab . . . . Der weitere Weg der doppelversorgenden Fasern führt wahrscheinlich durch den hinteren Teil des Balkens zur Sehsphäre der gegenüberliegenden Seite." Lenz folgt darin der Anschauung Heines (16), der auf Grund seiner Studien über das stereoskopische Sehen die Wahrscheinlichkeit einer beiderseitigen Vertretung des ganzen makulären Gebietes angenommen und sie auf diesem Wege zustande kommen ließ. „Ob sich die doppelversorgenden Fasern durch Zweiteilung aus den makulären entwickeln, oder ob es sich um besondere Fasern handelt, die etwa im Corpus gen. ext. neben den anderen Anschluß gewinnen, eine Strecke mit diesen verlaufen, um dann abzubiegen, oder über irgendeinen anderen Modus läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes aussagen."

Besonderes Interesse gewinnt ein von Lenz mitgeteilter Tumorfall mit der klinischen Beobachtung des allmählichen Abbaues der Maculaaussparung. Ich möchte diesen Fall mit Rücksicht auf die eigenen anatomischen Untersuchungsergebnisse hier besonders würdigen. Er findet sich in der Arbeit über „Die hirnlokalisatorische Bedeutung der Maculaaussparung im hemianopischen Gesichtsfelde."

31jährige Frau M. G.

25. August 1911: Seit 14 Tagen Flimmern vor dem rechten Auge und Kopfschmerzen, wie wenn das rechte Auge herausfiele. Seit 6 Wochen mehrfach periodische Verdunkelungen und Ohrensausen. 25. August 1911: Beide Pupillen auffallend weit, Reaktion prompt. Beide Papillen leicht verwaschen, links stärker wie rechts, keine Niveaudifferenz. S. bds. mit Korrektion eines Astigmatismus myopicus mit schiefen Achsen 6/7,5. Linksseitige Farbenhemianopsie mit typischer Maculaaussparung. Neurologisch kein krankhafter Befund. Auf eine Hg-Schmierkur Rückgang aller Erscheinungen.

1. Februar 1912: Seit 8 Tagen plötzlich wieder starke Kopfschmerzen, die nach dem rechten Auge hin ausstrahlen. Erbrechen, Ohrensausen im rechten Ohr. Beide Sehnerven sind wieder verwaschen ohne Niveaudifferenz. Wieder linksseitige Farbenhemianopsie mit typischer Maculaaussparung wie am 25. August 1911. Erneute Schmierkur.

15. März 1912: Sehnervengrenzen wieder scharf. Farbengrenzen der linken Gesichtsfeldhälften nur noch leicht peripher eingeengt.

20. April 1912: Seit einigen Tagen wieder starke Kopfschmerzen, Schwindel, Erbrechen. Bds. Stauungspapillen von 5—7 Dioptrien Prominenz. Gesichtsfeld: Typische Maculaaussparung. Neurologisch o. B.

Auf zweimalige Lumbalpunktion erhebliche Besserung. Rückgang der Papillitis, keine Prominenz mehr. Kopfschmerzen verschwunden, doch noch Flimmern.

8. Juli 1912: Gesichtsfeld: Für Grün ist die Maculaaussparung verloren gegangen.

Oktober 1912 in der Leipziger chirurg. Univ.-Klinik Balkenstich auf Grund der Diagnose Tumor cerebri.

16. November 1912: Keine Kopfschmerzen. Flimmern vor den Augen unverändert. Stauungspapille von 3 Dioptrien.

6. Januar 1913: Erste Aufnahme in die Breslauer Univ.-Augenklinik. Die Patientin hat keine Kopfschmerzen, klagt nur über einen rauchigen Schleier vor den Augen. Bds. Stauungspapille von 3—4 Dioptrien. S. mit Korrektion 6/8 part. Linksseitige Farbenhemianopsie mit genau durch den Fixierpunkt gehender Trennungslinie für alle Farben. Keine hemiopische Pupillarreaktion. Neurologisch o. B. Wassermann negativ. Auf eine Schmierkur Rückgang der Stauungspapille auf 1 Dioptrie Prominenz. Das Gesichtsfeld bleibt unverändert. Entlassung am 5. Februar 1913.

Bis Anfang September 1913 gutes Allgemeinbefinden, seitdem wieder Verschlechterung. Anfälle von Kopfschmerzen, Schwindel, Erbrechen. Abnahme des Visus. Stauungspapillen von 4—5 Dioptrien Prominenz.

17. Oktober 1913: Erneute Aufnahme in die Breslauer Augenklinik. Die linksseitige Hemianopsie ist komplett und absolut geworden mit durch F. gehender vertikaler Trennungslinie. Pupillarreaktion erhalten, keine Hemikinesie. Stauungspapille von 4—5 D. mit atrophischer Verfärbung. Sr. 6/36. Sl. 6/24. Die Sehschärfenherabsetzung ist offenbar peripher bedingt als Folge der beginnenden neuritischen Atrophie.

Nervenstatus (Prof. Mann): Gang mit etwas steifer Haltung, aber keine Gleichgewichtsstörung, auch beim Umdrehen und Rückwärtsgehen nicht. Fast kein Romberg. Sehnenreflexe durchweg lebhaft, bds. gleich. Kein Klonus, kein Babinski, kein Oppenheim. Linke Hand bei manchen Bewegungen etwas ungeschickter als die rechte, aber keine deutliche Ataxie. Baranyscher Zeigeversuch: Bds. kein konstantes Abweichen nach der Seite, bisweilen geringe Fehler, aber rechts und links ohne Unterschied. Sensibilität durchweg intakt. Psychisch jetzt ganz gut orientiert, genügende Aufmerksamkeit.

Im Anschluß an eine Lumbalpunktion schwerer Zustand. Heftige Kopfschmerzen, Erbrechen, Atembeschwerden. Sehr kleiner frequenter Puls. Allmähliche Erholung.

In Rücksicht auf den während der letzten Zeit erheblichen Progreß des Leidens wird der Patientin die Radikaloperation vorgeschlagen.

November 1913: Operative Entfernung eines abgekapselten, kindsfaustgroßen Tumors aus dem Hinterhorn des rechten Seitenventrikels. Die histologische Untersuchung ergibt ein Fibrosarkom.

Ausbildung einer Liquorfistel, die eine sekundäre Meningitis zur Folge hat. Exitus am 5. Dezember 1913.

Zusammenfassend: „Während der Beobachtungszeit vom August 1911 bis zum Juli 1912 in den Zeiten, wo die Hemianopsie die ganze linke Gesichtsfeldhälfte betraf, wenn es sich auch nur um eine Hemiachromatopsie handelte, konstant das Symptom der typischen Maculaaussparung. Am 8. Juli 1912 zum ersten Male die Trennungslinie für Grün durch den Fixierpunkt. Von Anfang Januar 1913 ab traf dies für alle Farben zu und wir vermissen von da an konstant eine Maculaaussparung bis zum Ende der Beobachtung, trotzdem es sich noch Monate lang, ebenso wie früher, nur um eine Farbenhemianopsie handelte, bei im Vergleich zu früher völlig gleicher Sehschärfe.

Wäre die Maculaaussparung nur der Ausdruck einer Hemiamblyopie (Rönnes Theorie), „warum fehlt sie dann später konstant bei genau derselben Hemiamblyopie mit völlig unveränderter Sehschärfe, während sie vorher selbst zu Zeiten eines akuten Ansteigens der Symptome mit schwerem Gesichtsfelddefekt in typischer Form vorhanden wäre?“

„Die einzige einwandfreie Lösung des Problems kann nur die Theorie der zentralen Doppelversorgung geben. Der Tumor hatte eine Länge von 5 cm, er begann $2\frac{1}{2}$ cm vor der Occipitalspitze und erstreckte sich nach vorn zu bis $7\frac{1}{2}$ cm von derselben entfernt oder $1\frac{1}{2}$ cm nach vorn vom hinteren Rand des Splenium corp. call. Seine größte Breitenausdehnung von kugliger Gestalt mit einem Durchmesser von 4 cm hatte er in seiner Mitte und ein wenig nach hinten davon. Diese Stelle entspricht, auf die Hirninnenfläche projiziert, der Gegend des Zusammenflusses der Fissura parieto-occipitalis und der Fissura calcarina zur Fissura hippocampi. Nach vorn und hinten zu verjüngt sich dann der Tumor sehr schnell wie zwei, dem kugligen Mittelteil aufgesetzte Pyramiden von kleinerer Basis. Die nach vorn gelegene ist von innen her eingedellt, so daß sie in Halbmondform, mit der Konkavität nach innen, sich der äußeren Wand des Ventrikels anpaßt....

Die Geschwulst, ein wohl von subendothelialem Gewebe ausgedehntes Fibrosarkom, entwickelte sich zwischen äußerer Ventrikelwand und der Sehbahn zu einer starken Verlagerung und Deformation derselben führend, die naturgemäß dort, wo der Tumor seine größte Ausdehnung hatte, also am vorderen Ende der Fiss. calc. bzw. am Anfange der Fiss. hippoc. ihren höchsten Grad erreicht. Hier begann offenbar die primäre Entwicklung und hier setzte die funktionelle Schädigung der Sehbahn zuerst ein, die nicht zu vollständiger Leitungsunterbrechung, sondern nur zu einer relativ leichteren Leitungserschwerung unter dem Bilde einer Farbenhemianopsie führte. Der Fall ist somit auch wieder ein typisches Beispiel einer Hemiachromatopsie durch Schädigung der optischen Leitung, während die perzipierende Sehsphäre als solche intakt ist.

Die weitere Entwicklung des Tumors erfolgte nun, wie seine Gestalt ergibt, nach vorn und hinten zu. Speziell auch liegt ein Beweis für das erst relativ späte Wachstum nach vorn zu in dem erst ganz gegen Ende der Beobachtung aufgetretenen Symptom der Dyspraxie der linken Hand, während den größten Teil der zweijährigen Beobachtung hindurch trotz dauernder genauester Kontrolle der neurologische Befund völlig normal war.

Dieses spätere Wachstum nach vorn zu ist nun von prinzipiellster Bedeutung für das uns hier interessierende, so prägnante Symptom des Verschwindens einer typischen Maculaaussparung. Folgen wir der Anschauung von der zentralen Doppelversorgung, so mußte, solange der Herd noch auf die Gegend des vorderen Teils der Fiss. calc. bzw. der Fiss. hippoc. beschränkt blieb, bei Schädigung des ganzen Querschnittes der Sehbahn konstant eine typische Maculaaussparung bestehen. Das war nun lange Zeit hindurch tatsächlich der Fall, nicht nur, als es sich um eine bloße Farbenhemianopsie handelte, sondern auch dann, was nach Rönnes Theorie, wie schon erwähnt, kaum zu erklären wäre, als offenbar infolge akut gesteigerter Druckwirkung die Hemianopsie auf einem Auge fast, auf dem anderen Auge völlig komplett war.

Erst durch Progreß nach vorn in den Parietallappen hinein konnte der Tumor eine schädigende Wirkung auf die, wie angenommen, hier abzweigenden,

die Maculaaussparung garantierenden Commissuren ausüben. Als erstes Zeichen leichtester Leitungserschwerung in denselben litt zunächst die empfindlichste Funktion, die Grünempfindung, indem die Maculaaussparung für Grün zugrunde ging. Nicht lange Zeit später wurden auch die anderen Farben betroffen, und schließlich, als die Hemianopsie eine absolute wurde, ging auch die Trennungslinie für Weiß durch den Fixierpunkt.

Das Verschwinden der Maculaaussparung erklärt sich somit in einfachster Weise durch Ausschaltung der die Doppelversorgung der Macula bedingenden Commissuren, die, wie ich schon früher gezeigt habe, im mittleren Drittel des Parietallappens von der Sehbahn abzweigen, um durch den Balken nach der anderen Hemisphäre hinüberzuziehen. Wie nun in diesem Fall tatsächlich die Verbindung der Sehbahn, namentlich des funktionell besonders wichtigen basalen Teiles derselben mit dem Balken in schwerer Weise gestört ist, zeigt sich besonders bei einem Vergleich mit der gesunden Seite in aller Deutlichkeit.

Der außerordentliche Wert dieses Falles ist somit darin begründet, daß er uns zum ersten Male die anatomische Grundlage eines von der Theorie (der zentralen Doppelversorgung der Macula) geforderten pathologischen Vorganges direkt vor Augen führt und damit eine wertvolle Bestätigung für die tatsächliche Richtigkeit derselben darstellt."

Diese Angaben schließen Erklärungsmöglichkeiten der eigenen anatomischen Befunde in sich und werden deshalb ebenso hervorgehoben wie die nachfolgenden Schlußfolgerungen von Lenz über die Maculaprojektion aus der Beobachtung von Mißbildungen des Auges. Lenz bringt den cytoarchitektonischen Aufbau der Rinde zur Darstellung bei Anophthalmus congenitus, Microphthalmus congenitus und Chorioidalkolobom in normal großem Auge und schließt aus dem Verhalten der corticalen Sehsphäre auf die Projektion der Macula. Wir müssen „die Macula dorthin projizieren, wo wir die Defekte am Grund der Calcarina finden, d. h. in den hinteren Abschnitt des Sehsphärengebietes, das hier zudem infolge mangelnder Tiefenausbreitung eine ausgesprochene Flächenreduktion nach oben und unten von dem Grunde aufweist. Weiter nach vorn zu wäre dann die Netzhautperipherie und in den vordersten Teil der sogenannte periphere Halbmond zu lokalisieren.

Es handelt sich dabei naturgemäß nur um eine mehr allgemeine Lokalisation. Exakte Grenzen vermögen meine Befunde nicht zu geben, da ja zweifellos die zentrale Vertretung der Macula nicht etwa den — relativ zu kleinen — Defekten im Calcarinatypus gleichzusetzen ist; zu diesen kommt vielmehr noch die Flächenreduktion an der Occipitalspitze, die als solche sicher nachweisbar, exakt aber schwer auszumessen ist.

Im ganzen habe ich jedoch den Eindruck, daß die corticale Vertretung der Macula etwa in der Mitte der Fissura calcarina beginnt in Form eines nach hinten sich verbreiternden Keiles, der zunächst noch von der Vertretung für die peripheren Retinalabschnitte umfaßt wird, während das Sehsphärengebiet am Occipitalpol wohl fast ausschließlich makulares Gebiet darstellt.

Die vorliegenden Untersuchungen erbringen somit auf einem ganz anderen Wege als bisher eine willkommene Bestätigung der von mir immer vertretenen Ansicht, daß die corticale Macula nicht in den vorderen, sondern in den hinteren Abschnitt der Fissura calcarina zu lokalisieren sei, einer Ansicht,

die, wie Wilbrand hervorhebt, zudem auch durch die Kriegsverletzungen eine wesentliche Stütze erfahren hat."

11. Die mutmaßliche Lokalisation der sog. temporalen Sichel des Gesichtsfeldes im Gehirn nach Fleischer (Abb. 9–17).

Es handelt sich um die bedeutungsvolle Defektform nach Schußverletzungen des Hinterhaupts, bei welcher ein isolierter Ausfall der sichelförmigen peripheren

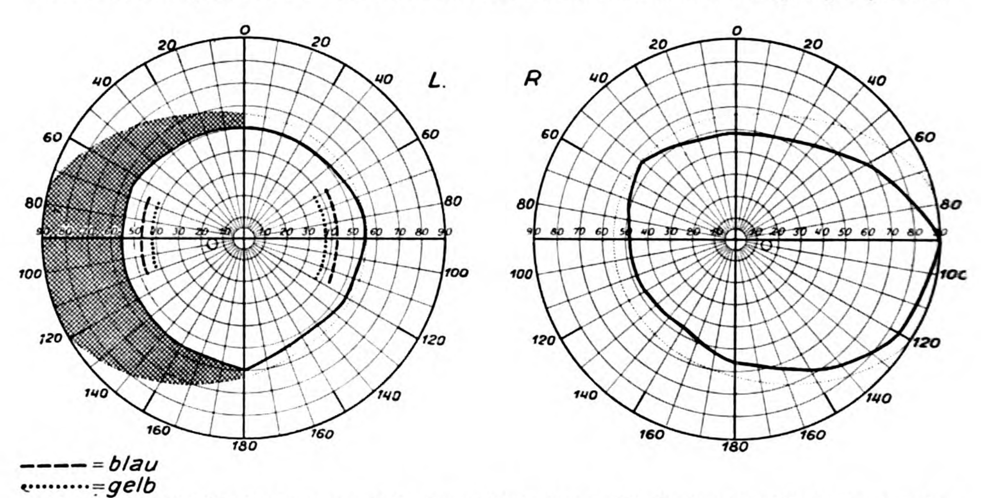


Abb. 9. Gesichtsfeldaufnahme zum Fall I von Fleischer mit isoliertem Ausfall der temporalen Sichel links.

Grenzschicht auf der temporalen Gesichtsfeldhälfte (temporaler Halbmond) gefunden wurde.

Fall I. Verletzung durch Minensplitter am rechten Hinterhaupt. Einschuß an der rechten Hinterhauptsschuppe $4\frac{1}{2}$ cm seitlich von der Mittellinie des Schädels, etwas oberhalb der horizontalen Verbindungslinie des oberen Ohransatzes. Im Röntgenbild ca. 2 cm in der Tiefe radiärwärts vom Einschuß etwa fingernagelgroßer rechteckiger, etwas zackiger Geschoßsplitter. Mehrfache genaue Gesichtsfeldprüfungen innerhalb von vier Monaten ergaben stets dasselbe Resultat, rechtes Auge normales Gesichtsfeld, auf dem linken Auge fällt der temporale Halbmond aus. „Es ist bei diesem Falle von Interesse, daß trotz der starken lateralen Lage der Schädelverletzung, bei geringer Tiefe des Geschosses unter derselben



Abb. 10. Rückwärtige Kopfaufnahme mit der Verletzungsstelle zum Fall I von Fleischer.



Abb. 11. Seitliche Röntgenaufnahme zum Fall I von Fleischer.



Abb. 12. Röntgenaufnahme von vorn zum Fall I von Fleischer.

überhaupt noch eine Verletzung der Sehbahnen zustande gekommen ist. Denn man darf ja nach den neueren Forschungen annehmen, daß beim Menschen das Sehrindenfeld in der Hauptsache an der medialen Fläche des Hinterhauptslappens gelegen ist und den hinteren Pol desselben nur wenig nach der lateralen Seite zu überragt. Daher möchte ich auch annehmen, daß im vorliegenden Falle nicht die Sehrinde selbst verletzt wurde,

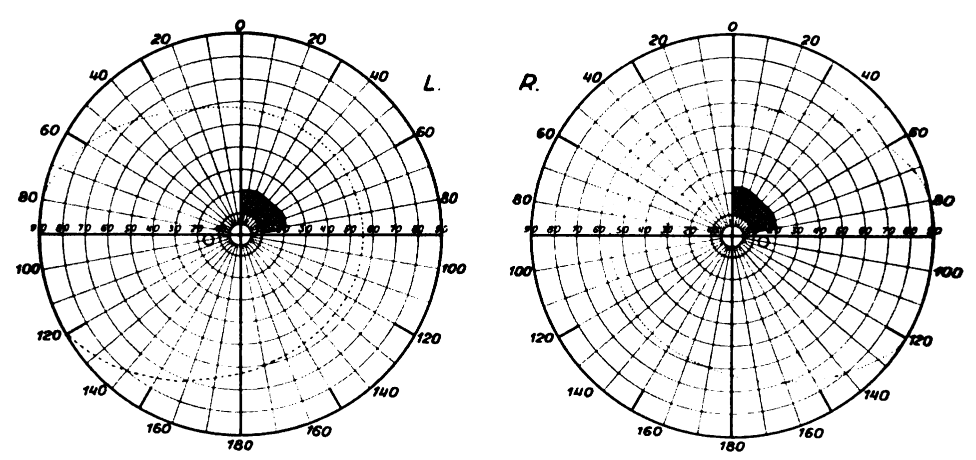


Abb. 13. Gesichtsfeldaufnahme vor der Operation zum Fall II von Fleischer.

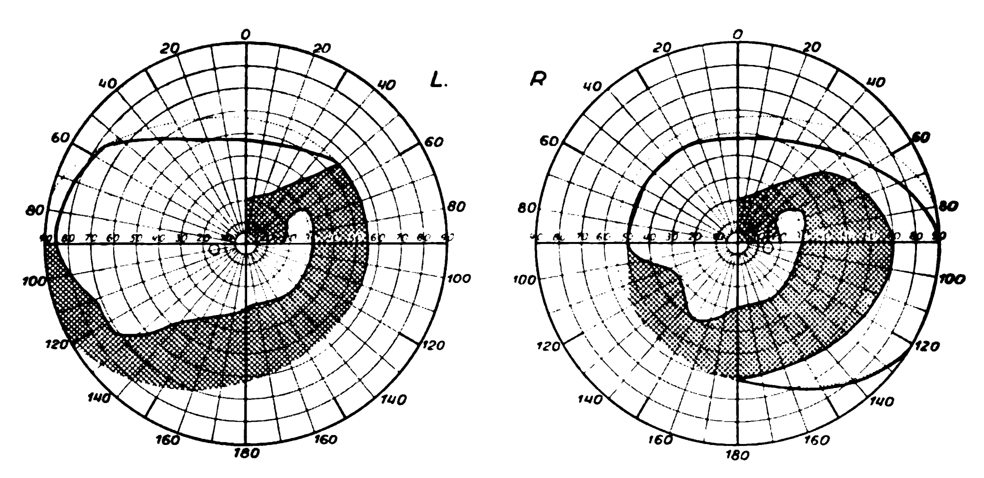


Abb. 14. Gesichtsfeldaufnahme nach der Operation zum Fall II von Fleischer. Freibleiben der temporalen Sichel rechts.

sondern nur die etwas tiefer verlaufende Sehstrahlung in ihrer lateralen Partie. Also wird man selbstverständlich nur mit Vorsicht, da ja auch von der medialen Seite her tief einschneidende Furchen verletzt sein könnten, den Schluß ziehen können, daß die den temporalen Halbmond versorgenden Fasern weit lateral in der Sehbahn verlaufen. Und man wird daher auch vermuten dürfen, daß der Rindenbezirk des temporalen Halbmonds, zu dem die lateral gelegenen Fasern der Sehstrahlung ziehen, lateralwärts, oder weit hinten am hinteren Pol des Hinterhauptslappens gelegen ist.

Jedenfalls beweist der Fall, daß die verletzten, den temporalen Halbmond versorgenden Fasern isoliert von der übrigen Sehbahn verlaufen und auf ziemlich engem Raum vereinigt sein müssen. Und aus der nach der Operation eingetretenen völligen Hemianopsie geht hervor, daß die übrigen Sehbahnen dem verletzten Randbündel dicht benachbart verlaufen müssen."

Fall II. „... Maschinengewehrschuß in den Hinterkopf.... Verheilter Einschuß links etwa 3 cm nach hinten und 2 cm nach oben vom oberen Ohransatz. Im seitlichen stereoskopischen Röntgenbild französisches Infanteriegewehrgeschoß, im linken Hinterhauptslappen etwa 2—3 cm unter der Oberfläche des Schädels. Geschoß liegt schräg, Basis desselben hinten unten lateral, Spitze vorn oben medial, so daß die Spitze in der Mittellinie des Schädels liegt, vielleicht

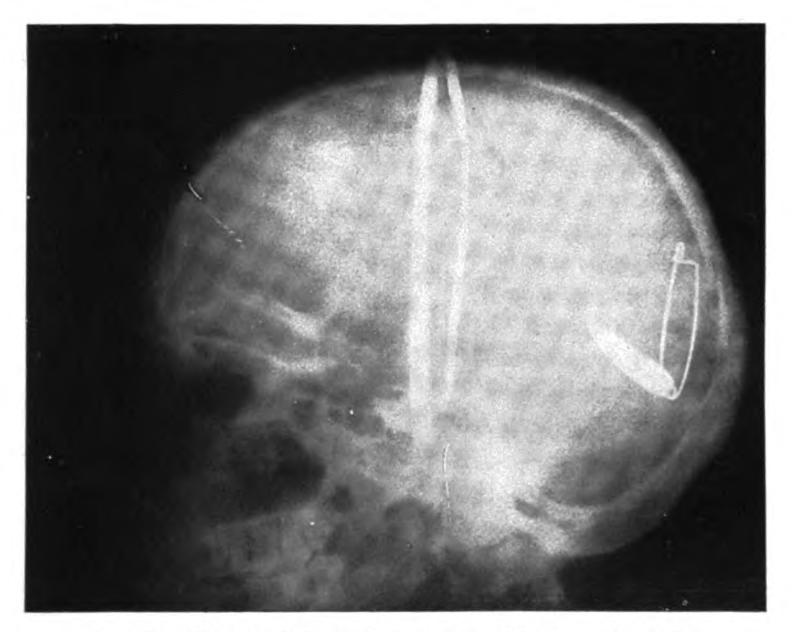


Abb. 15. Seitliche Röntgenaufnahme zum Fall II von Fleischer.

dieselbe etwas nach rechts zu überragt. Keine neurologischen Ausfallssymptome außer des Gesichtsfelddefekts. Augen äußerlich und ophthalmoskopisch normal. Normale Sehschärfe. Normale periphere Gesichtsfeldgrenzen für weiß und Farben. Dagegen parazentrales bogenförmiges absolutes und etwas größeres relatives Skotom im rechten oberen Quadranten zwischen 10 und 25 Grad den Fixationspunkt umkreisend (Abb. 13).

Nach genauer Lokalisation des Geschosses durch Umstechung mit feinen Nadeln Extraktion: 4 cm langer Schnitt über der dem Geschoß nächstliegenden Stelle des Schädels. Etwa zwei Finger breit nach links und etwa einen Querfinger breit oberhalb der Tub. occip. pfennigstückgroße Trepanationsöffnung. Entfernung des Geschosses ohne gröbere Nebenverletzung mit der Pinzette. Glatte Heilung.

Fünf Tage nach der Extraktion aufgenommenes, später öfters kontrolliertes Gesichtsfeld ergibt Vergrößerung des parazentralen Skotoms bis in den

Fixierpunkt; außerdem hat sich das Skotom peripherwärts vergrößert und reicht auf dem linken Auge in die nasale Gesichtsfeldhälfte bis zur Peripherie und umkreist die Peripherie nach unten zu peripherwärts von 30 Grad und geht unten auch auf die linke Gesichtsfeldhälfte über, in dieser nach oben zu sich verschmälernd. Auf dem rechten Auge reicht das Skotom jedoch nicht bis zur Peripherie, sondern nur bis 70 Grad und hat so eine periphere Randzone zwischen 70 und 90 Grad freigelassen (Abb. 14).

Offenbar ist also durch die Operation die linke Sehstrahlung ausgedehnt verletzt worden, doch so, daß auf dem rechten Auge ein Teil des temporalen Halbmondes erhalten geblieben ist, während auf dem anderen Auge das Gesichtsfeld bis in die äußerste Peripherie zerstört ist. Der periphere Defekt auch in der linken Gesichtsfeldhälfte ist offenbar dadurch entstanden, daß die Spitze des Geschosses, die sehr wahrscheinlich die Mittellinie schon vorher etwas

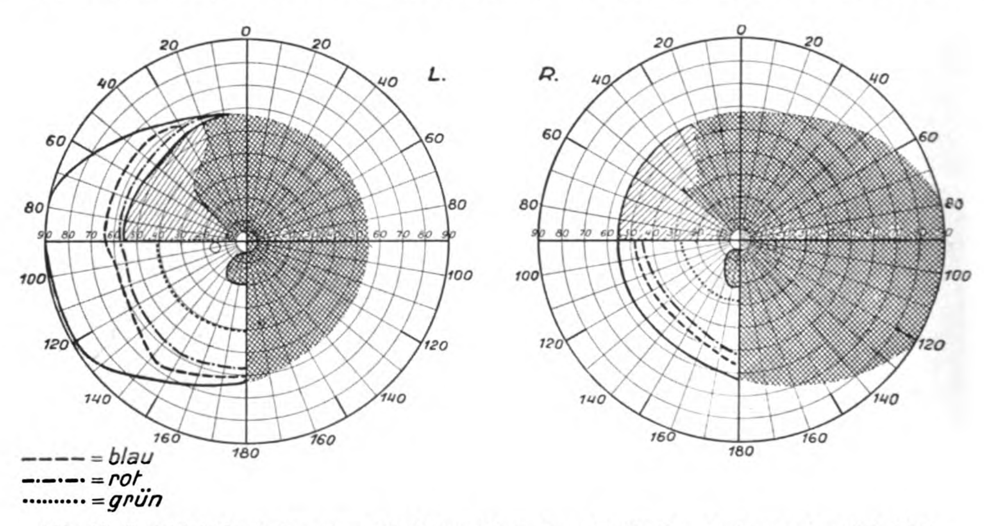


Abb. 16. Gesichtsfeldaufnahme zum Fall III von Fleischer. Freibleiben der temporalen Sichel links.

überragt hat, bei dem Fassen und bei der Heraushebelung des Geschosses auch den rechten Hinterhauptslappen mit verletzt hat.

Der Fall beweist, wie der erste, daß das temporale Randbündel isoliert nach der Spitze des Hinterhauptslappens verläuft, eng angelagert an die Fasern, die die Nachbarteile des Gesichtsfeldes versorgen.“

„Fall III. ... Granatverletzung. Bewußtlos. Nach Befund des Kriegslazaretts drei Tage später: Drei Wunden am Schädel, eine anscheinend nicht perforierende am Scheitel, eine über dem linken Parietalbein und schließlich eine Wunde über der linken Hinterhauptsschuppe, nahe der Mittellinie, welche anscheinend schon auf dem Verbandsplatz durch Einschnitt erweitert ist und eine Länge von 5 cm hat. Sie sieht schmierig aus. Röntgenbild ergibt das Vorhandensein von drei Splittern innerhalb des Gehirns. Im Kriegslazarett wird operiert. Die Wunde im Hinterhaupt vergrößert, die Knochenlücke auf etwa Zweimarkstückgröße erweitert, man gelangt mit dem Finger in eine über taubeneigroße Abszeßhöhle, auf deren Grund neben kleineren Knochensplittern ein Granatsplitter gefühlt wird. Entleerung von Eiter und mit diesem der Splitter.

Einlieferung in Tübingen am 8. VI. 1916. Befund: Granulierende und eiterig sezernierende Wunde am Hinterhaupt, mit ihrem unteren Ende die Mittellinie etwas nach rechts überschreitend, pulsierend, Abb. 17. Außerdem die beiden anderen noch nicht geschlossenen Schädelwunden. Röntgenaufnahme ergibt zwei linsen- bis erbsengroße Splitter über der Felsenbeinpyramide links, der eine lateral, der andere mehr medial hinten liegend. Außer rechtsseitiger Facialisschwäche und Schwindel keine neurologischen Ausfallserscheinungen. Augen: Leichte Trübung der Papillen, normale Sehschärfe. Aber totale rechtsseitige homonyme Hemianopsie und kongruente partielle Defekte auch in der linken Gesichtsfeldhälfte, insbesondere des oberen Quadranten, mit scharfer Grenze gegen den unteren Quadranten. Der obere Quadrant fehlt fast ganz, aber es ist von ihm der temporale Rand sicher erhalten mit scharfer Grenze gegen die inneren Teile des Gesichtsfeldes. In der temporalen Sichel werden Farben in größeren Proben noch erkannt, während in den inneren Teilen des Gesichtsfeldes des oberen Quadranten die Farben vollkommen fehlen. Der untere Quadrant zeigt normale periphere Grenzen für weiß und Farben, scharfe Grenzen gegen den oberen Quadranten, ein umschriebenes, von der Mittellinie ausgehendes Skotom zwischen 10 und 25 Grad, ca. 30 Grad breit (Abb. 16).

Der Fall ist noch in Behandlung. Der Befund hat sich in den fast zwei Monaten der Behandlung nicht verändert.“



Abb. 17. Rückwärtige Kopfaufnahme mit der Verletzungsstelle zum Fall III von Fleischer.

„Offenbar handelt es sich in diesem Falle um eine Zerstörung der Rinde; das linke Sehzentrum ist völlig verloren gegangen und das rechte Zentrum ist in seiner unteren Hälfte schwer, in der oberen nur in geringer Ausdehnung verletzt worden. Wichtig ist die fast völlige Erhaltung des temporalen Halbmondes im oberen Quadranten. Offenbar ist hier nur das Zentrum für die inneren Teile des oberen Quadranten verletzt worden. Man wird auch für diese Teile annehmen dürfen, daß, da der untere Quadrant sich ganz scharf in der horizontalen Mittellinie gegen den oberen abgrenzt, nicht die Sehstrahlung, sondern die Rinde selbst verletzt worden ist, was auch bei der Lage des Abszesses hauptsächlich im anderen Hinterhauptslappen, wodurch der rechte Lappen nur oben tangiert wurde, wahrscheinlich ist.

Der Fall beweist also die isolierte Lage des Areals des temporalen Halbmonds auch in der Rinde. Und er läßt die Vermutung, die aus dem ersten Fall gemacht wurde, als richtig erscheinen, daß das Areal des temporalen Halbmonds mehr lateral gelegen ist, da eben in diesem Fall nur die medialen Teile des rechten Lappens betroffen werden konnten, die Halbmondfasern erhalten

geblieben sind, im anderen Fall, bei Verletzung der lateralen Teile des Hinterhauptslappens, der Halbmond ausgefallen ist.

Diese drei Fälle ergänzen sich in schönster Weise: Erstens beweisen sie die isolierte, aber den übrigen Fasern benachbarte Lage der temporalen Halbmondfasern im hinteren Teil der Sehstrahlung und eine isolierte Lokalisation des Halbmonds in der Rinde des Hinterhauptslappens, und zweitens lassen sie vermuten, daß die Halbmondfasern den übrigen Fasern lateral angelagert sind, und daß ihr Rindenareal etwas lateral vom übrigen Zentrum liegt, wahrscheinlich den hinteren Pol des Hinterhauptslappens lateralwärts umgreift. Schließlich sind die Beobachtungen ein weiterer Beweis für die Auffassung von Wilbrand und Henschen, daß eine strenge Projektion der Retina auf die Rinde des Hinterhauptslappens stattfindet[1])."

12. Wilbrands Theorie des Sehens.

Die Theorie Wilbrands nimmt ihren Ausgang von der klinischen Erfahrung, daß es kleinste inselförmige, homonyme Gesichtsfelddefekte gibt. die nicht nur im peripheren Teil des Gesichtsfeldes vorkommen, sondern auch. was besonders wichtig ist, das makuläre Gebiet betreffen. Diese Defekte zeigen. wie das auch bei größeren homonymen Defekten außerordentlich häufig zur Beobachtung kommt, oft weitgehende Kongruenz in der Form. Zur Erklärung dieser Tatsache dient die Theorie der Faszikelfeldermischung, die darin bestehen soll, daß je eine, einer bestimmten Retinastelle entsprechende, ungekreuzte und die analogen gekreuzten Sehfasern sich nebeneinander legen und nebeneinander in der corticalen Sehsphäre endigen. „Es werden so die sich deckenden Teile homonymer Gesichtsfeldhälften streng mathematisch schachbrettartig durch eine kontinuierliche isolierte Leitung auf die — umgrenzte — Sehrinde projiziert. Es gilt dies auf Grund der kleinsten makulären Defekte ganz speziell auch für die makulären Fasern. Der bei Übereinanderlegen der beiden Gesichtsfelder übrig bleibende, jederseits temporalwärts gelegene Gesichtsfeldrest (temporale Sichel) hat seine corticale Vertretung neben diesem Feld. Die Tatsache aber, daß die Kongruenz mitunter eine unvollständige, bis zu erheblicher Unähnlichkeit gehende ist, nötigt zu der weiteren Annahme, daß individuell verschiedene Verlagerungen teils innerhalb der Leitung, teils in der corticalen Nebeneinanderlagerung vorkommen müssen" (Lenz: Zur Pathologie der cerebralen Sehbahn). Das außerordentlich häufig vorkommende Freibleiben des zentralen Sehens (Aussparung der Macula) bei sonst kompletter einseitiger und auch doppelseitiger Hemianopsie beruht nach Wilbrand auf einer Doppelversorgung der Macula. „Wir haben uns diese Anlage so vorzustellen, daß von allen im foveamakulären Bereiche der Netzhaut gelegenen Ganglienzellen immer je zwei mit einem gemeinschaftlichen Retinalzapfen in Konnex stehen. Von diesen zwei Ganglienzellen gehen dann die beiden Achsenzylinderfortsätze aus, die, nebeneinander verlaufend, im Chiasma sich trennen, wobei der eine mit dem gekreuzten papillomakulären Faserbestandteile in das foveamakuläre Gebiet des corticalen Sehzentrums der gegenüberliegenden Seite einstrahlt, während der andere mit dem ungekreuzten Faserbestandteil des papillomakulären

[1]) Man vergleiche des weiteren hierzu die von Wilbrand, Rübel, Rönne, Poppelreuter, Behr, Löwenstein und Borchardt mitgeteilten Fälle von isoliert ausgefallener bzw. erhalten gebliebener temporaler Sichel.

Bündels das corticale Sehzentrum der gleichen Seite erreicht. Für diese Anordnung spricht auch der Umstand, daß im makulären Gebiete der Netzhaut die Ganglienzellenschicht eine dickere ist, als im übrigen Teile der Retina. Man kann sich die Sache aber auch so vorstellen, daß von dem foveamakulären Faserzuge je eine Faser sich im Chiasma teilt, und der eine Schenkel in gleicher Weise, wie oben erwähnt, mit dem gekreuzten papillomakulären Bündel das gegenüberliegende Sehzentrum erreicht, während der andere Schenkel mit den Fasern der ungekreuzten Komponente dasselbe auf der gleichen Seite erstrebt. Daher bilden die foveamakulären Fasern im papillomakulären Bündel einen besonderen Strang.... Wird in einer Hemianopsie die optische Leitung zerstört, dann bleibt doch die Funktion im Bereiche der Aussparung des Gesichtsfeldes erhalten, weil die Leitung nach dem anderen Sehzentrum entweder auf den Zwillingsfasern bzw. den anderen Schenkeln der gespaltenen Fasern von der retinalen Macula noch erhalten ist."

„Die Sehsphäre setzt sich im groben aus zwei resp. drei physiologisch zu trennenden Rindenbezirken zusammen:

1. Aus dem optischen Wahrnehmungszentrum,
2. aus dem optischen Erinnerungsfelde und
3. aus den dazu gehörigen Assoziationsbahnen. Die letzteren zerfallen wieder in zwei Kategorien:

a) In die zwischen dem optischen Wahrnehmungszentrum und dem optischen Erinnerungsfelde und in dem letzteren selbst verlaufenden und

b) in diejenigen, welche die beiden Sehzentren miteinander verknüpfen und zu anderen von der Sehsphäre funktionell verschiedenen Zentren und Sinnessphären hinziehen.

Wenn auch unter normalen Verhältnissen das optische Wahrnehmungszentrum und das optische Erinnerungsfeld, in welchem das Gedächtnis für die im ersteren stattgehabten Seheindrücke bewahrt wird, aufs innigste miteinander verknüpft funktionieren, so daß Sehen und Erkennen ein physiologischer Akt zu sein scheint, so müssen wir doch aus physiologischen und klinischen Gründen die Funktion des optischen Wahrnehmungszentrums von der des optischen Erinnerungsfeldes sondern, zumal durch krankhafte Zustände die Funktion des einen bei Intaktheit des anderen Zentrums und vice versa behindert sein kann." „Das optische Wahrnehmungszentrum ist in der Rinde der oberen und unteren Lippe der Fissura calcarina und in der Rinde der Tiefe dieser Fissur auf der Medianseite beider Hinterhauptslappen zu suchen, und zwar wie vorhin erwähnt, in der Art, daß auf der linken Hemisphäre die obere Lippe der Fissur mit dem oberen Quadranten der linken Netzhauthälfte, die untere Lippe mit dem unteren Quadranten der linken Netzhauthälfte eines jeden Auges korrespondiert; ferner daß die Tiefe der Fissura calcarina mit einer dem horizontalen Meridiane entsprechenden gürtelförmigen Retinalzone der linken Netzhauthälfte eines jeden Auges zusammenhängt. Alle von den jeweiligen oben bezeichneten Netzhautpartien aufgenommenen optischen Erregungen treten lediglich nur durch Vermittlung der jeweilig mit ihnen in Konnex stehenden obenbezeichneten Rindenpartie in unser Bewußtsein. Eine andere Rindenpartie kann für dieselbe vikariierend nicht eintreten, und eine Zerstörung des ganzen linken corticalen auf die oben beschriebene Gegend beschränkten Sehzentrums, oder einzelner Teile desselben, ruft einen dauernden Ausfall seiner Funktion hervor.

Für das optische Wahrnehmungszentrum in dem rechten Hinterhauptslappen bestehen mit den entsprechenden Quadranten und Zonen der rechten Netzhauthälfte die analogen Beziehungen."

„Die beiden optischen Wahrnehmungszentren bilden die Pforte, durch welche die retinalen Erregungen als Wahrnehmungen von Helligkeiten, von Farben, und von hellen und farbigen Formen in unser Bewußtsein gelangen, um von da als Erreger psychischer Vorgänge im Gehirn weiter zu wirken."

Aus den Kriegserfahrungen zieht Wilbrand mit Rücksicht auf die Organisation des corticalen Sehzentrums folgende Schlüsse:

1. „Daß bei bestimmten Schußrichtungen, z. B. bei geraden Querschüssen symmetrische, bei anderen, z. B. bei schrägen Querschüssen, unsymmetrische Defekte auf den beiden Hälften des binokularen Gesichtsfeldes auftreten;

2. daß demnach die Anlage beider Sehzentren und Bahnen die gleiche ist;

3. daß bestimmte Gesichtsfeldformen sich nur aus bestimmten Schußrichtungen erklären lassen, während andere sich aus der Schußrichtung nicht erklären lassen, und daß die letzteren, da sie bei Apoplexie, Embolie und Encephalomalacie tatsächlich beobachtet sind, auch lediglich nur bei den letzterwähnten Krankheiten vorkommen, oder mit anderen Worten, daß gewisse Defektformen aus einer geraden Schußrichtung nicht erklärt werden könnten;

4. daß ausnahmslos die durch eine gerade Schußlinie hervorgerufenen doppelseitigen inkompletten homonymen Gesichtsfelddefekte in der vertikalen Trennungslinie des Gesichtsfeldes so zusammenstoßen, daß sie kontinuierlich ineinander übergehen."

Aus der Zusammenfassung dieser Tatsachen erscheint ihm der Versuch gerechtfertigt, die einzelnen Gesichtsfeldbezirke bezüglich ihrer Vertretung und Begrenzung auf der Fläche des corticalen Sehzentrums näher zu bestimmen. Zu diesen Bezirken gehört:

„a) Die Lage der vertikalen Trennungslinie beider Gesichtsfeldhälften an der (äußeren) Grenze der Fläche des corticalen Sehareals,

b) die Lage des horizontalen Meridians auf der Fläche (also innerhalb) des corticalen Sehzentrums,

c) die Lage der Fovea resp. des makulären Areals auf der Fläche des corticalen Sehzentrums, sowie das Gebiet der makulären Aussparung, wenn eine solche vorhanden ist (in caudalen Abschnitten der Fissura calcarina),

d) der Bezirk für den oberen Gesichtsfeldquadranten (Unterlippe der Fissura calcarina),

e) der Bezirk für den unteren Gesichtsfeldquadranten (Oberlippe der Fissura calcarina),

f) der Bezirk für den Teil der im binokularen Gesichtsfelde sich deckenden homonymen Gesichtsfeldhälften (mittlerer Abschnitt der Fissura calcarina),

g) der Bezirk des peripheren Halbmondes, d. h. derjenigen peripheren Partie beider temporaler Gesichtsfeldhälften, welche durch die nasalen Gesichtsfeldhälften im binokularen Gesichtsfelde nicht gedeckt wird (oraler Abschnitt der Fissura calcarina)."

In dem im Original von Wilbrand beigegebenen Schema ist die makuläre Aussparung für die linken Gesichtsfeldhälften weggelassen, weil es bekanntlich auch Fälle gibt, bei denen die vertikale Trennungslinie der Gesichtsfeldhälften durch den Fixierpunkt geht. Würde also nach diesem Schema das rechte

Sehzentrum bzw. seine Hemisphärenleitung zerstört, dann würde eine linksseitige komplette und absolute homonyme Hemianopsie auftreten mit einer makulären Aussparung in die ausgefallenen Gesichtsfeldhälften hinein, weil eben dieses Gebiet in Relation steht zu dem makulären Cortexgebiet in der linken Hemisphäre, welches demgemäß einen integrierenden Bestandteil der erhalten gebliebenen rechten homonymen Gesichtsfeldhälften bildet. Würde jedoch das linke Sehzentrum, bzw. seine Hemisphärenleitung, zerstört, dann würde rechtsseitige komplette und absolute homonyme Hemianopsie auftreten, bei welcher die Trennungslinie der Gesichtsfeldhälften durch den Fixierpunkt ginge, weil in dem corticalen Sehzentrum die Anlage einer makulären Aussparung nicht verhanden ist.

Anhangsweise gebe ich nun noch einige Quellennotizen aus der älteren Vergangenheit, die mir ein ganz besonderes Interesse zu verdienen scheinen. Es betrifft die Autoren Gratiolet, Vicq d'Azyr, Burdach und Huguénin.

13. Die Quellennotiz über den Vicq d'Azyrschen Streifen und die älteste hirnpathologische Begründung eines Zusammenhanges der Area striata mit der Sehfunktion.

Vicq d'Azyr erwähnt jene schon makroskopisch am frischen Gehirn sichtbare feine Liniierung der Rinde des Hinterhaupts rein deskriptiv. Er bildet in seinem Atlas vom Gehirn einen horizontalen Durchschnitt ab und trägt darin die Beobachtung des eben erwähnten Streifens gewissenhaft ein. Abb. 18 gibt den hinteren Abschnitt dieser bei Vicq d'Azyr in natürlicher Größe vorhandenen Abbildung wieder. Die Erklärung dazu lautet: „Circonvolutions de l'extrémité postérieure du cerveau, dans l'épaisseur desquelles la substance blanche est distribuée en stries flexueuses à la manière les rubans rayées. Cette disposition", fügt er hinzu, „est très ordinaire à la partie postérieure du cerveau." Welchen ungemein wichtigen Rindenbezirk er damit erstmalig abgegrenzt hatte, dessen konnte sich Vicq d'Azyr nicht bewußt sein. Seine Angaben über die Radiatio optica sind überaus dürftig. In der Literatur der letzten 40 Jahre haben nun mehrere Autoren auf die Priorität Anspruch erhoben in bezug auf die Erkenntnis des Zusammenhanges eben jenes mit dem Vicq d'Azyrschen Streifen ausgestatteten Rindenbezirkes mit dem optischen System. Meines

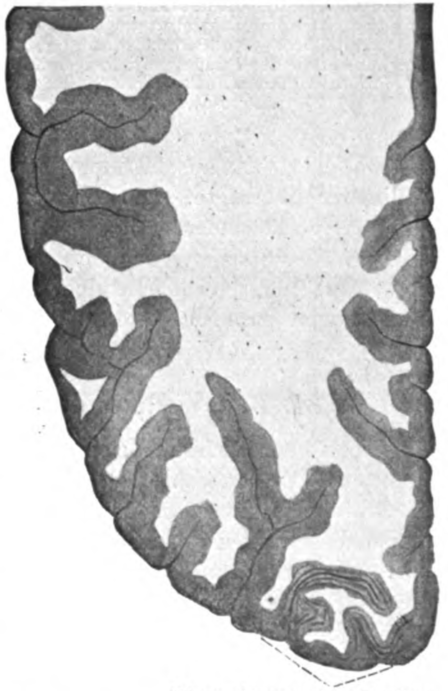


Abb. 18. Hintere Hälfte des Horizontalschnittes durch die linke Hemisphäre eines menschlichen Gehirns nach Vicq d'Azyr. Circonvolutions de l'extrémité postérieure du cerveau, dans l'épaisseur desquelles la substance blanche est distribuée en stries flexueuses à la manière les rubans rayées. Cette disposition est très ordinaire à la partie postérieure du cerveau.

Wissens findet sich die älteste Notiz darüber in einer durch Haab mitgeteilten Krankengeschichte Huguénins, so daß Huguénin das Verdienst zukäme, zuerst auf diesen funktionellen Zusammenhang hingewiesen und gleichzeitig eine pathologisch-anatomische Begründung gegeben zu haben. Die Krankengeschichte Huguénins behandelt einen Fall von Hemianopsie, der zur Sektion kam. Der Befund war ein Tumor (gefäßloser Käseherd) von Walnußgröße inmitten der Fissura calcarina der rechten Hemisphäre so situiert, daß er die beiden Lippen der

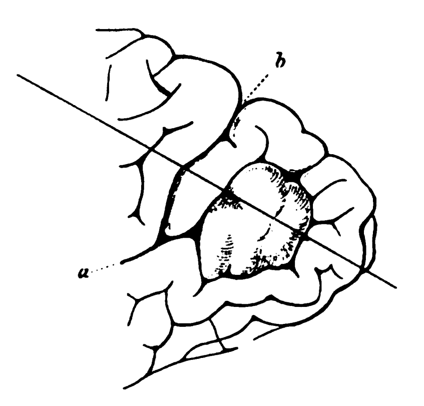


Abb. 19. Ein in der rechten Fossa calcarina implantierter Tumor (gefäßloser Käseherd) mit Hemianopsie im Gefolge nach Huguénin (1882). Die in der Literatur der letzten 40 Jahre älteste Angabe und Begründung der Ansicht, daß die mit dem Vicq d'Azyrschen Streifen ausgestattete Rinde des Occipitalhirns dem Sehakt diene. a Zusammenfluß der Fissura parieto-occipitalis mit der Fissura calcarina. b Fissura parieto-occipitalis.

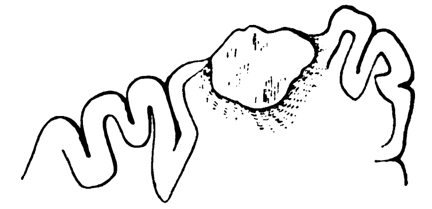


Abb. 20. Dasselbe Präparat Huguénins auf dem in der vorigen Abbildung mit einer Linie angegebenen schrägen Durchschnitt. Partielle Zerstörung der mit dem Vicq d'Azyrschen Streifen ausgestatteten Occipitalrinde.

Fissura calcarina auseinander drängte und das Hirnniveau nur um einige Millimeter überragte. „Es ist von Interesse, zu sehen," sagt Huguénin, „daß im vorliegenden Fall der Tumor gerade das Zentrum des Gebietes, in welchem der Streifen von Vicq d'Azyr in der Rinde sich findet, vernichtet hat. Hat nicht vielleicht doch diese besonders gebaute Rinde bestimmte Beziehungen zum Gesichtssinn?" Soweit Huguénin 1882.

14. Der Verlauf der Sehstrahlung nach Gratiolet.

Noch heute erfreuen sich die anatomischen Arbeiten Gratiolets großen Ansehens. Er hat wohl auch mit der von ihm gepflegten Abfaserungsmethode die besten Resultate erzielt. Ihm zu Ehren hat man die durch den Schläfenlappen des Gehirns nach dem Hinterhaupt ziehenden Strata sagittalia Gratioletsche Strahlungen genannt. Zur Gewinnung einer klaren Ansicht über die Auffassung Gratiolets über die Sehstrahlung schien mir auch hier ein Zurückgehen auf die Quelle unerläßlich. Abb. 21 zeigt die Facies interna der Medianseite eines Affengehirns. Schichtenweise sind eine Menge Fasersysteme abgetragen und Bandelette (Tractus) sowie Couche optique (Sehstrahlung) in ihrem Gesamtverlauf dargestellt. Ein weiteres Übersichtspräparat nach Gratiolet gibt die Basisansicht des Gehirns vom Pavian in Abb. 22.

„Afin de décrire avec plus de clarté cette disposition curieuse, nous reprendrons la description de la bandelette optique à partir du chiasma; nous la suivrons de là, soit vers les tubercules quadrijumeaux, soit vers le cerveau.

Nous verrons, en premier lieu, cette bandelette cheminer d'avant en arrière et de dedans en dehors, dans la gouttière de l'anneau pédonculaire et se diviser presque immédiatement en deux branches.

La première, l'interne, est aplatie en forme de ruban; elle se dirige en arrière vers le corps genouillé interne, s'applique intimement, mais sans y adhérer, à son côté inférieur et de là se prolonge jusqu'au sommet de la pointe occipitale de l'hémisphère.

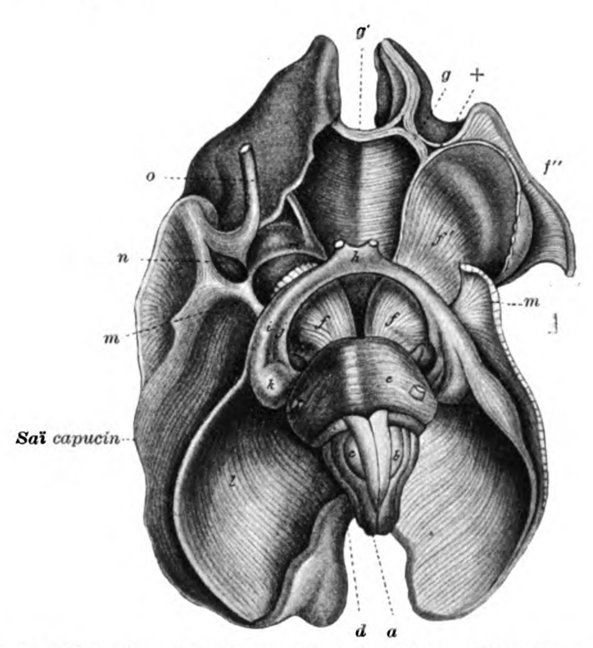


Abb. 21. Basisansicht eines von Gratiolet präparierten Affengehirns (Abfaserungsmethode). Ensemble des expansions cérébrales du nerf optique dans le Saï Capucin. a Bulbe. b, c Olives. d trapèze. e Protubérance annulaire. f f Pédoncules cérébraux. f' Prolongement des fibres du pédoncule constituant l'éventail pédonculaire. f'' Enveloppe externe du corps strié externe qui a été énucléé. g Fibres radiculaires du corps calleux. g Partie moyenne du corps calleux. h Chiasma des nerfs optiques. i Racine externe de ces nerfs. j Racine interne de mêmes nerfs. k Corps genouillé externe. l Expansion du nerf optique dans l'hémisphère droit. m m Plan des fibres directes du pédoncule. m' Ses rélations avec l'anse du pédoncule. n Petit noyau gris qui se confond avec le corps strié externe. o Commissure antérieure.

La seconde, l'externe, est plus épaisse et plus arrondie; arrivée au niveau du corps genouillé interne, elle croise la précédente, passe au-dessous d'elle, puis en dedans, s'engage sous l'écorce blanche de la couche optique et s'enroule d'arrière en avant autour de son noyau gris. Cette branche contient une assez grande proportion de matière grise dont les amas forment ce que nous avons appelé les corps genouillés externes et les corps genouillés antérieurs.

Du côté interne de cette partie enroulée, au-devant du corps genouillé interne, naît une division remarquable. C'est un petit faisceau blanc qui se porte immédiatement dans l'angle inférieur des tubercules quadrijumeaux antérieurs. Cette division, beaucoup plus grande dans les mammifères quadrupèdes que dans l'homme et dans les singes, est de toutes les racines du nerf optiques la plus apparente et la mieux connue. Les productions du côté externe sont encore

plus remarquables; ce sont des fibres rayonnantes très-rapprochées les unes des autres qui se terminent dans le bord supérieur de l'hémisphère, et continuent d'arrière en avant le plan commencé, si je puis ainsi dire, par les expansions cérébrales de la racine interne. Ainsi, d'une manière générale, l'éventail résulte typiquement d'une expansion continue des bandelettes optiques, mais l'ensemble des faisceaux de la bandelette, avant de s'étaler, subit une torsion d'où résulte une inversion des fibres de l'éventail. C'est ainsi que les externes, qui se dirigeaient d'abord en arrière, se portent en avant, tandis que les internes, qu'un mouvement de développement direct eût conduites vers les parties antérieures de l'hémisphère, se distribuent en arrière. Ce changement de direction des fibres

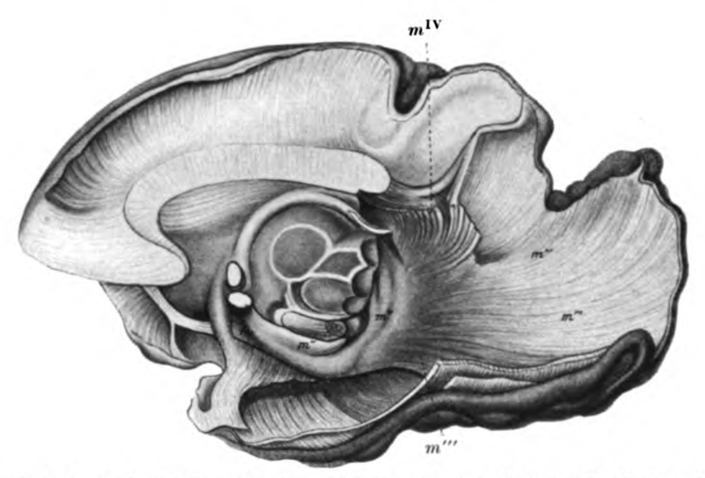


Abb. 22. Facies interna der Medianseite eines Affengehirns nach Gratiolet. Durch schichtenweise Abfaserung sind Bandelette (Tractus) und Couche optique (Sehstrahlung) in ihrem Gesamtverlauf dargestellt. Les expansions cérébrales du nerf optique ont été mises de la sorte à découvert dans toute l'étendue de leurs rayonnements postérieurs. m Nerf optique. m' Sa racine interne. m'' Sa racine externe avec le renflement connu sous le nom du corps génouillé externe. m''', m''' Expansions et rayons de cette racine dans l'extrémité postérieure de l'hémisphère et plus particulièrement dans son bord supérieur. m^{IV} Rayons antérieur de cette expansion s'engageant dans les interstices des racines du corps calleux.

dans l'expansion cérébrale du nerf optique me paraît un fait très-important, et digne d'être signalé d'une manière toute spéciale.“

Wir lesen also: Der Tractus opticus spaltet sich zentralwärts in zwei Äste (Wurzeln), von denen der eine direkt auf den inneren Kniehöcker zu verläuft, ihn von unten hinten her umgreift und ohne mit ihm zu verschmelzen, auf dem Scheitel angelangt sich in einem nach vorn konvexen Bogen über den äußeren Kniehöcker hinweg in die Sehstrahlung begibt. Der andere (äußere) Ast unterkreuzt den soeben beschriebenen Verlauf des inneren Astes an der Grenze zwischen äußerem und innerem Kniehöcker und erfährt nun seinerseits wieder eine Zweiteilung. Der eine (innere) Gabelast verläuft nach dem oberen Vierhügel, der andere steigt hinter der corticalen Fortsetzung der oben beschriebenen inneren Tractuswurzel auf, dringt von hinten in sie ein, durchsetzt sie von hinten nach vorn, nimmt den größten Teil der grauen Masse des äußeren Kniehöckers in sich auf und zieht nun ebenfalls in der sagittal gestellten Sehstrahlungsschicht durch den Schläfenlappen nach dem Hinterhaupt. Man gewinnt durchaus

den Eindruck, daß der Verfolg dieses Faserverlaufes Gratiolet bis in das Calcarinagebiet gelang, aber nicht ausschließlich. „On peut suivre aisément les rayons de cette grande expansion cérébrale du nerf optique dans toutes les parties du bord supérieur de l'hémisphère qui sont en arrière du genou postérieur du corps calleux. Mais, à partir de ce point, il devient très-difficile d'en démontrer l'existence. Ils s'engagent, en effet, dans la masse du corps strié supérieur, et, pour arriver à leur destination dernière, traversent toute l'épaisseur des racines convergentes du corps calleux; dès lors on ne peut les disséquer que fibre à fibre, à force de soins et d'attention; mais ici la patience a son prix, et, en ne s'y épargnant pas, on parvient à démontrer à peu de chose près l'existence de ces fibres dans toute l'étendue du bord supérieur de l'hémisphère, de son extrémité occipitale à son extrémité frontale; ainsi les expansions radiculaires du nerf optique correspondent avec toute l'étendue de la bande de plis qui longe ce bord supérieur, plis dont le développement excessif caractérise essentiellement le cerveau humain."

Er zieht nun die Tierreihe zum Vergleiche heran und fährt fort: „Dans les singes, dont le nerf optique est énorme, la division de la racine externe, qui se porte aux tubercules, quadrijumeaux antérieurs, est relativement assez considérable. Toutefois, l'expansion cérébrale est médiocre et proportionnée à la grandeur d'un hémisphère peu développé.

Dans l'homme, au contraire, le nerf optique et la racine qui se porte aux tubercules nates, sont comparativement assez grêles; mais, en revanche, l'expansion cérébrale acquiert un développement prodigieux. Ces observations prouvent qu'il y a un rapport direct entre la grandeur de l'expansion cérébrale et celle de l'hémisphère, mais le volume du nerf lui-même n'y a point rapport, et correspond uniquement à la grandeur des tubercules quadrijumeaux antérieurs."

Es gibt aber auch Tierarten, z. B. die Marsupialier, die nach Gratiolets Befunden überhaupt keine direkten Fasern aus dem Nervus opticus nach der Hirnrinde entsenden. Wie gestalten sich die Verhältnisse dann?

„Le nerf optique des Marsupiaux n'a point, avec le cerveau, de connection directe.

Ces animaux cependant ont des yeux; ils voient, et se déterminent d'après ce qu'ils ont vu; et bien qu'on n'ait point répété sur eux les célèbres expériences de M. Flourens, il est probable que ces expériences seraient de nouveau justifiées. Ainsi les impressions visuelles sont vraisemblablement transmissibles au cerveau, mais par quelle voie? C'est là ce que nous allons essayer de dire.

Nous avons dit plus haut, en parlant d'Isthme, les relations des corps genouillés internes. Ces corps, dont le volume médiocre dans l'homme et dans les singes s'accroît énormément dans les carnassiers, reçoivent des faisceaux émanés des lobes optiques en général, mais plus particulièrement des tubercules nates. Les fibres qui composent ces faisceaux se terminent-elles dans les corps genouillés internes? La question est difficile à décider; seulement, si l'on détache les bandelettes des nerfs optiques, on aperçoit au-dessous d'elles un éventail de fibres qui se porte parallèlement aux irradiations de l'éventail pédonculaire, du corps genouillé interne vers le cerveau; sur la pièce que nous examinons plus particulièrement ici, on découvre immédiatement cet éventail dont les fibres ne peuvent d'ailleurs être suivies jusqu'à leur terminaison dans l'écorce des

hémisphères, à cause de leur mélange avec les fibres des pédoncules; mais il est probable, par suite de ce mélange même, que leur terminaison plonge dans les étages supérieurs de l'hémisphère.

Ainsi donc, et que le lecteur veuille bien examiner cet enchaînement: a) Le nerf optique se rattache par une de ses racines aux tubercules quadrijumeaux. b) Les tubercules quadrijumeaux sont reliés au corps genouillé interne. c) Du corps genouillé interne part un éventail qui s'épanouit dans l'hémisphère."

Diese Erkenntnis veranlaßt nun Gratiolet noch zu weiteren Auslassungen über die funktionelle Bedeutung des von ihm als direkte und indirekte Wurzeln bezeichneten Faserverlaufs.

„Evidemment, dans les mammifères supérieurs, dans l'homme et dans les primates, il y a deux racines au moins, l'une direct, l'autre indirecte; la première s'épanouit immédiatement dans l'hémisphére, la seconde paraît y tendre, mais n'y va pas en droite ligne, et semble ne devoir agir sur le cerveau que par l'intermédiaire de deux masses ganglionnaires, savoir: les lobes optiques et les corps genouillés internes. Voilà ce qui paraît hors de doute. Serait-il dès lors imprudent d'appuyer sur ces faits quelques inductions, quelques hypothèses?

Dans l'homme et dans les singes, la racine directe est au maximum, l'indirecte au minimum. Dans les autres animaux il y a entre ces deux racines un rapport inverse; la racine cérébrale est au minimum, elle peut être nulle; en revanche, la racine destinée aux lobes optiques s'accroît proportionnellement: ces faits paraissent hors de doute.

Pour en tirer des conclusions certaines, il serait indispensable de déterminer avec précision quelle est la nature des impressions transmises par les masses ganglionnaires. Si nous jugions cette question d'après ce que nous savons de plus certain sur la transmissibilité des impressions dans la sphère du sympathique, on pourrait supposer que des fibres directes, conduisant des stimulations directes, éveillent dans les centres des impressions adéquates, tandis que dans ces communications indirectes de ganglions en ganglions, ces intermédiaires peuvent substituer à la stimulation primitive un stimulus nouveau, en sorte que l'impression est transformée, si elle n'est affaiblie. Dans ce cas, sans doute, c'est moins l'impression directe qui est perçue que l'effet de cette impression sur le corps intermédiaire; tels sont les effets sensoriaux qui résultent de la présence d'un ver dans l'intestin, ou d'une affection viscérale. De ces impressions ne résultent point des notions déterminées, mais des tendances générales; il n'y a point alors idée claire et volonté intelligente; il y a sentiment et instinct. Telle est la source d'un grand nombre d'idées chez les fous ou chez les gens endormis.

Ainsi, dans le cas qui nous occupe, ces impressions optiques transmises par des masses grises intermédiaires, pourraient bien réveiller des sentiments plutôt que des idées précises. Si, comme les expériences de M. Flourens semblent le démontrer, le cerveau seul est organe de sensation avec conscience, c'est-à-dire d'intelligence, si les lobes optiques sont au contraire organes d'automatisme, le cerveau est dans ce cas subordonné à l'automate; dans le cas, au contraire, où il reçoit du monde extérieur des stimulations directes, il est le dominateur et le chef de l'automate."

Man ersieht, wie befruchtend diese Ideen auf die Folgezeit gewirkt und sie im Banne gehalten haben.

15. Der Fasciculus longitudinalis inferior von Burdach.

Burdach hat mit Hilfe der Abfaserungsmethode im Schläfenlappen des Gehirns entlang laufende Faserbündel freigelegt und über Anfang und Ende derselben Aufschluß zu gewinnen versucht. Er kam dabei zu folgendem Ergebnis. „In jeder Hemisphäre erstreckt sich nach der Basis des Stabkranzes, als dessen Grundmauer, das untere Längenbündel (Fasciculus longitudinalis inferior), von der Spitze des Hinterlappens durch den Unterlappen bis zur Spitze des Vorderlappens in ununterbrochener Stetigkeit, und bildet eine in die Länge gehende Randwulst an der unteren Fläche des großen Hirns. Es ist in die Länge etwas gekrümmt; außen leicht gewölbt, innen leicht gehöhlt und bildet auch in der Höhenrichtung einen sehr flachen Bogen, oder ist, der äußeren Kapsel entsprechend, und dem Hakenbündel entgegengesetzt, nach unten etwas gewölbt, nach oben etwas ausgehöhlt. Es kommt von der Spitze des Hinterlappens, und geht am äußeren Teile des Bodens des Unterhorns nach vorne. Am Unterlappen schlägt es sich etwas nach außen, wird die Grundlage der äußeren Wand des Unterhorns, oder der äußere Teil seines Bodens, und trägt das Ammonshorn. Es bildet ein Gleis, in welchem der Stabkranz verläuft. Sein innerer Teil, der den inneren Rand dieses Gleises bildet, hängt mit der Tapete und der Zwinge, sein äußerer Teil mit dem in die seitlichen Randwülste des Unterlappens heraufsteigenden Bogenbündel zusammen. Ein Teil von ihm geht unter dem Hakenbündel schräge nach vorne und innen in die Spitze des Unterlappens; der übrige Teil beugt sich nach vorne und innen, geht zum Stammlappen unter dem Linsenkerne hin, bildet den Boden der äußeren Kapsel, beugt sich dann etwas nach außen, geht in den Vorderlappen ein, verläuft in demselben oberhalb des Hakenbündels, und erstreckt sich bis zur äußeren Seite der Spitze dieses Lappens.“

Durch Wernickes Schule erhielt diese Faserschicht die Bedeutung eines langen Assoziationssystems zwischen Hinterhaupt- und Schläfenlappen. Die Existenz eines solchen langen Assoziationssystems ist aber bereits seit einigen Jahrzehnten, zuerst von Flechsig und später von anderen Autoren, auf das heftigste bestritten worden. Da nun in der Längsrichtung des Schläfenlappens tatsächlich zahlreiche Fasern die von Burdach angegebene Richtung einschlagen, deren Anfang und Ende aber von verschiedenen Anatomen verschieden gefunden bzw. theoretisch erschlossen wurde, gibt die Bezeichnung Fasciculus longitudinalis inferior ohne vorherige Definition keinen bestimmten Sinn mehr. Der Ausdruck wird deshalb in der vorliegenden Arbeit völlig vermieden. Das Für und Wider der sich hier entgegenstehenden Ansichten ist in einer Arbeit Nießl v. Mayendorfs (55) über den gleichen Gegenstand niedergelegt, auf die ich deshalb hier verweisen kann.

C. Die eigenen Untersuchungen.

1. Anatomische Voraussetzungen.

Jede anatomische Darstellung muß sich in ihren Voraussetzungen auf anerkannte Tatsachen stützen. Bei dem corticalen Verlauf der Sehleitung kommt dafür folgendes in Frage.

a) Der zentrale Abschnitt der Sehleitung verläuft in der sogenannten Gratioletschen Strahlung, einer sagittal gestellten kugelsegmentartigen dicken Faserschicht, in deren Konkavität das Unterhorn und Hinterhorn des Seitenventrikels liegt, während dessen Konvexität sich der Form der lateralen Oberfläche der Großhirnhemisphäre anpaßt. In der Gratioletschen Strahlung liegen von innen nach außen drei Schalen übereinander geschichtet (Strata sagittalia). Für die anatomische Darstellung der zentralen optischen Bahnen im Groben ist es zunächst belanglos, in welcher Schicht wir dieselben annehmen.

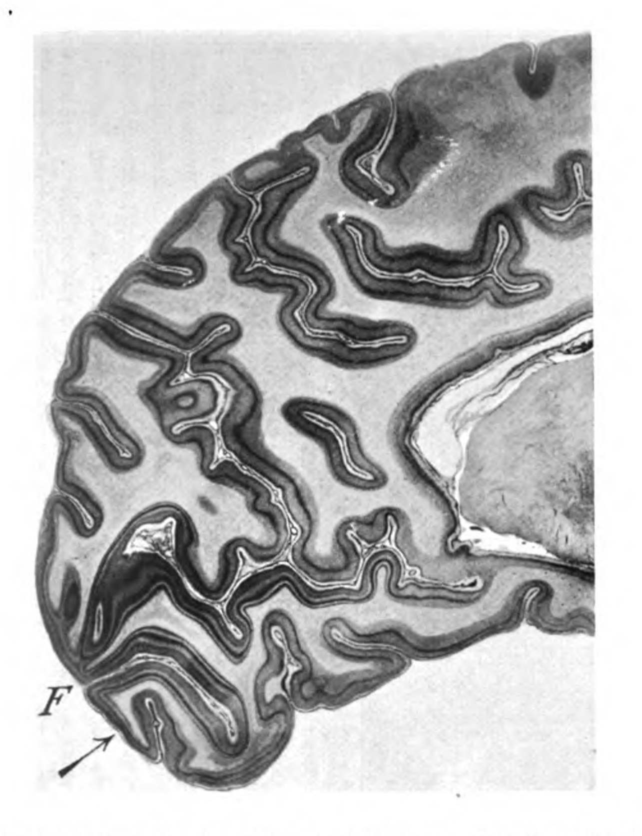
b) Wir wissen mit Sicherheit, daß in der Gratioletschen Strahlung Stabkranzsysteme verlaufen, die mit der Optik nichts zu tun haben, z. B. Teile der Stabkranzversorgung des Gyrus hippocampi im ventralen Abschnitt und Teile der Stabkranzversorgung des Gyrus fornicatus im dorsalen Abschnitt. Ihre Sonderung wird wesentlich sein.

c) Der Streit zwischen Zentralisten und Dezentralisten kann als so weit geschlichtet gelten, daß als wichtigster Endausbreitungsbezirk der corticopetalen optischen Bahnen (Sehsphäre) die cyto- und myeloarchitektonisch ausgezeichnete Area striata (Bolton) auf der Medianseite des Hinterhauptlappens in Frage kommt. Die Dezentralisten (v. Monakow und seine Schule) nehmen größere Gebiete dafür in Anspruch, erkennen aber die Fissura calcarina und ihre Nachbargebiete sowie eine damit zusammenhängende Kappe des Hinterhauptpols ebenfalls als „Kernzone der Sehsphäre an."

2. Die leitenden Gesichtspunkte.

a) Myelogenetisch anatomische Untersuchungen über das corticale Ende der Hörleitung ließen mich erkennen, daß diese Sinnesleitung in Form einer Marklamelle nach der temporalen Querwindung verläuft. Die auffallend gleichmäßige Verteilung des akustischen Fasersystems innerhalb dieser Fläche führte zu der Auffassung, daß nach Verlassen der inneren Kapsel die Hörmarklamelle nahezu die Eigenschaften einer Membran hat, sofern sie Hindernissen in ihrem Verlauf durch den Schläfenlappen elastisch ausweicht, d. h. sich durch ihr entgegenstehende Furchen und Windungen zwar deformieren aber niemals perforieren läßt. Es war für die vorliegende Arbeit eine wichtige, wenn auch zunächst hypothetische Annahme, daß es sich mit der corticalen Sehleitung ebenso verhalten könne.

b) Bei der cytoarchitektonischen Bearbeitung des Gehirns eines Neugeborenen fand ich die obere Lippe der Fissura calcarina von der Area striata, d. h. dem Vicq d'Azyrschen Streifen, völlig frei. Ich gebe Abbildungen davon wieder. Der Fall beweist die große Variationsbreite der Sehsphäre im menschlichen Gehirn. Er begrenzt gleichzeitig die Verwendbarkeit hirnpathologischer Präparate für Zwecke der Lokalisation, zumal gerade diese Variation nicht vereinzelt dasteht, wenn sie auch selten ist (Hoesel, Pfeifer). Nimmt man z. B. in einem solchen Falle die Zerstörung der Oberlippe der Fissura calcarina an, so könnte das klinisch erwiesene Fehlen einer Hemianopsie irrtümlich zur Erschütterung der Schulmeinung führen, daß im allgemeinen der untere Abschnitt des Cuneus (obere Lippe der Fissura calcarina) zur Sehsphäre gehört. Der Nachweis, daß im zerstörten Gebiet die Area striata fehlte, kann gar



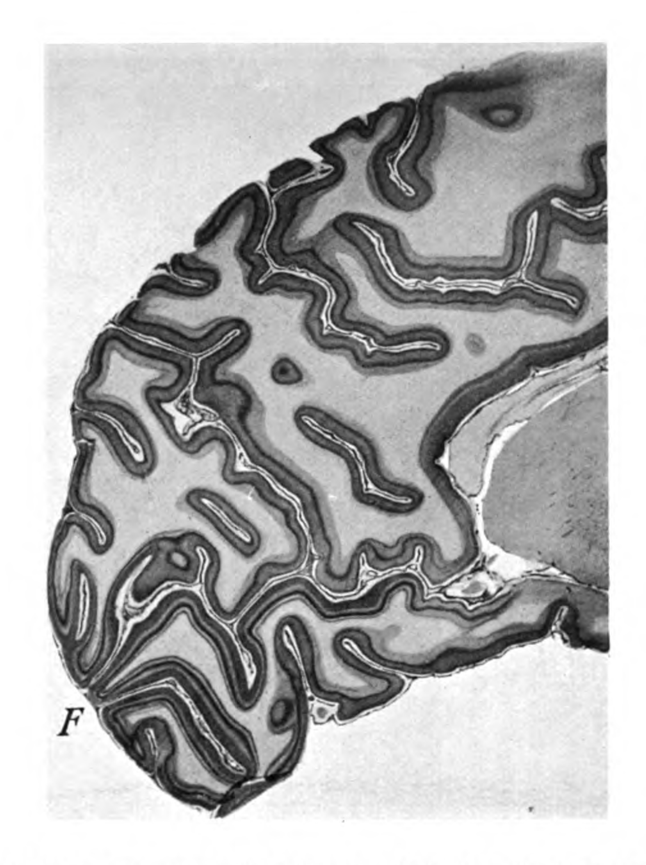


Abb. 23 und 24. Sagittalschnitte aus dem Gehirn eines Neugeborenen. Zellfärbung nach Carazzi. Ausbreitung der Area striata über die Unterlippe der Fissura calcarina und dem Gyrus cuneolingualis. F Fissura calcarina. Abgesehen von einer kleinen Kappe am Pol völliges Freibleiben der Oberlippe der Fissura calcarina von der Area striata. (Selten!)

nicht erbracht werden. Wehrli mögen bei der Verteidigung der Dezentralisationslehre v. Monakows solche Fälle unterlaufen sein.

c) Flechsig hat mit Recht seine myelogenetische Untersuchungsmethode mit Rücksicht auf den Faserverlauf eine von der Natur gebotene Autoanatomie genannt. In der Tat muß ein Fasersystem, welches man im myelogenetischen Präparat ganz isoliert verlaufend hier entspringen und dort endigen sieht, wirklich existieren. Man kann nicht einwenden, daß man nicht wissen könne,

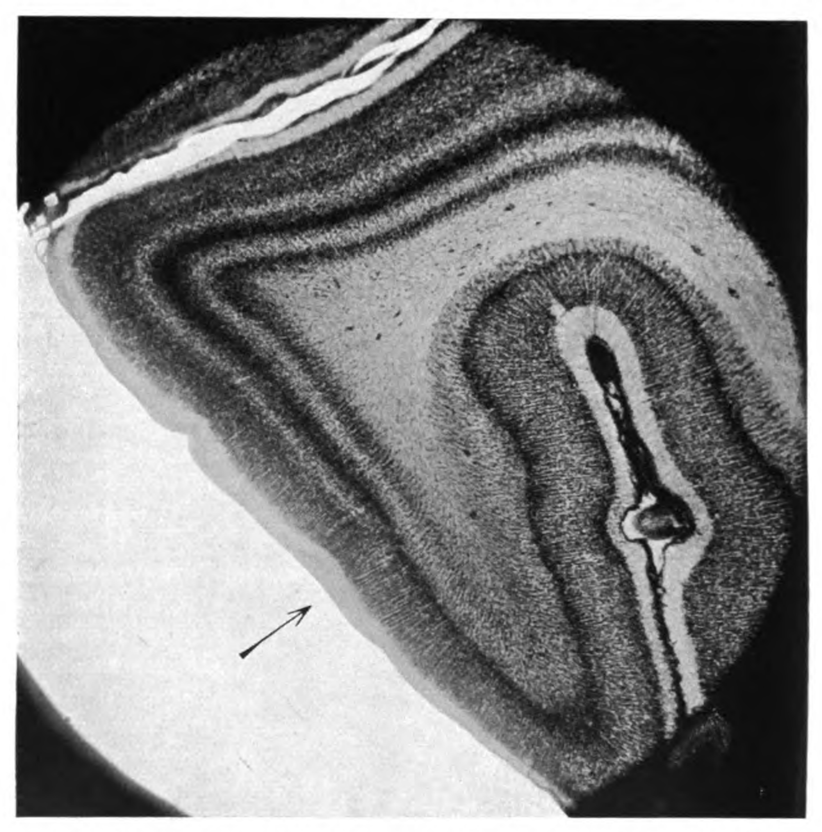


Abb. 25. Ausschnitt aus dem Präparat in Abb. 23 in stärkerer Vergrößerung. Haarscharfe Demarkation der Area striata gegen die Umgebung an der Stelle der Pfeilmarke.

was später zu diesem System noch hinzukomme. Wesentlich ist, daß der Verlauf des Systems in seinen Grundzügen zunächst richtig erkannt wird. Es ist eine sekundäre Frage, um wieviel sich später das System noch anreichert, wo die Verhältnisse im Faserverlauf unübersichtlich geworden sind. Hier müssen andere Methoden ergänzend zur Seite treten. Sicher und ganz auffallend ist nun so viel, daß im stark entfärbten Weigert-Pal-Präparat vom Erwachsenen dieselben Systeme in gleicher Konfiguration wie im jugendlichen Gehirn wieder hervortreten. Die im myelogenetischen Präparat von Flechsig als Sinnesleitungen angesprochenen Fasersysteme dokumentieren also lebenslänglich ihre Eigenart durch eine besondere Tinktionsfähigkeit. Das hat unter anderen auch v. Monakow anerkannt.

d) Das pathologisch-anatomische Degenerationspräparat steht in seiner Verwendbarkeit für die normale Anatomie dem myelogenetischen Präparat nicht selten dadurch nach, daß bei alten Herden nicht nur ein Abtransport der Gewebstrümmer durch den Lymphstrom erfolgt, sondern auch eine dementsprechende Verlagerung intakter Fasern in die Lichtungszone hinein, so daß Faserverteilungen entstehen, wie sie im gesunden Gehirn nicht vorkommen. Dagegen verdanken wir dem Degenerationspräparat autochthon die Erkenntnis, daß Fasersysteme, sofern nur Ursprungsstelle und Endstätte intakt blieben, trotz des Verlaufes auf weiter Strecke durch Trümmerherde hindurch funktionsfähig bleiben können, so daß solche Fälle ergänzend schon deshalb herangezogen werden müssen, weil man anatomisch der Faser nie ansehen wird, was sie leistet. Die myelogenetische Methode findet durch die zunehmende Faserdichte bei fortschreitendem Alter ihre natürliche Grenze. Die Ausschaltung einzelner Teile aus kombinierten Systemen durch einen Krankheitsprozeß ist deshalb ein wichtiges Hilfsmittel weiterer Erkenntnis. Die Eleganz dieser Methode kann ich durch eigenes Material belegen. Im ventralen Teile der Gratioletschen Strahlung verlaufen Stabkranzanteile des Gyrus hippocampi. Sie von der Sehstrahlung zu sondern ist im myelogenetischen Präparat nicht immer leicht. Dagegen wird eben dieser Anteil im Degenerationspräparat deutlich hervortreten bei Totalunterbrechung der Sehstrahlung im Hinterhaupt bzw. durch Ausrottung der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina. Unvergleichlich instruktiv können Bifrontalschnitte sein, wenn die andere Hemisphäre intakt blieb und nunmehr die eine Hemisphäre die Sehstrahlung und den Stabkranz des Gyrus hippocampi additiv kombiniert und die andere Seite subtraktiv den Stabkranz des Gyrus hippocampi isoliert und zur Kontrolle des positiven Bildes von der Sehstrahlung der anderen Seite hier im Degenerationsfeld das Negativ der Sehstrahlung wiedergibt, wie das in Abb. 69 und 70 der Fall ist.

3. Die Methode.

Ein wissenschaftlicher Hilfsarbeiter der hiesigen Universitätsinstitute, F. J. Steger, der Bildhauer von Beruf war, hat nach dem Plattenmodellierverfahren ein menschliches Gehirn in achtfacher Vergrößerung (linear 1 : 2) dargestellt, und zwar unter Auslassung des Markkörpers. Die Präparate wurden mit Hilfe des Storchschnabels in der linearen Vergrößerung 1 : 2 umrissen und ebenso die innere Kontur des Rindengraues. Danach hergestellte Schablonen von angemessener Dicke ergaben die Rinde eines menschlichen Gehirns in der kubischen Vergrößerung 1 : 8 als Hohlkörper. In diesen Hohlkörper sind später nach dem Plattenmodellierverfahren auch die basalen Ganglien eingebaut worden. Das Gehirnmodell hatte früher bereits eine ausreichend exakte Grundlage abgegeben für meine Modellierversuche zur Hörmarklamelle. Der gute Erfolg ließ mir auch diesmal dieses Verfahren als Methode der Wahl erscheinen. Nun gewährt die Innenseite des eben genannten Hohlkörpers einen ganz sonderbaren Anblick. Die Insel ist wie das Hochplateau eines Gebirges in den Binnenraum vorgetrieben. Die Fissuren und Sulci bilden Cristae internae, die wie Gebirgskämme mit Gipfelerhebungen und Sätteln verlaufen. Der Sulcus interparietalis hängt als Tasche wie ein Tropfsteingebilde von der Decke herab. Vergegenwärtigt man sich innerhalb dieses bizarr gegliederten Hohlraumes

den Verlauf der Gratioletschen Strahlung, so lehrt der erste Blick, daß ein einfaches Kugelsegment, als welches wir uns die Strata sagittalia nach Horizontal- und Frontalschnitten in der Regel vorstellen, gar nicht untergebracht werden kann. Es sind stellenweise dafür nur ganz schmale Spalten vorhanden, durch welche sich die Sehstrahlung hindurch winden muß, von allen Seiten gezwängt und gepreßt, eingedellt und verworfen, im Gesamtverlauf wesentlich komplizierter als die Hörmarklamelle schon mit Rücksicht auf die unmittelbare Nachbarschaft des Unter- und Hinterhorns vom Seitenventrikel.

Erinnern wir uns doch, daß die Fissura collateralis an der Basis des Schläfenhinterhauptlappens das Rindengrau so weit nach oben in den Markkörper vortreibt, daß sie das Unterhorn des Seitenventrikels erreicht und als Impression die Eminentia collateralis ventriculi hervorruft. Denken wir doch daran, daß die Fissura calcarina in das Mark hinein eine Crista interna entstehen läßt, deren höchster Gipfel wiederum eine Einbuchtung der Ventrikelwand von der medialen Seite her hervorruft, die wir als Calcar avis kennen. Durch diese verwickelten Verhältnisse werden die so weit auseinander gehenden Angaben der Autoren über den Verlauf der Sehstrahlung begreiflich. Die größte Schwierigkeit ergab sich aber aus folgendem. Wenn man nun schon einmal die Existenz einer Sehmarklamelle erwog, mußte man sich konsequenterweise rein theoretisch ein Bild von ihrer räumlichen Ausdehnung machen. Flach ausgebreitet konnte sie ganz im Groben nur die Form einer Fläche von der Abgrenzung eines Trapezes mit verworfenen Rändern haben, dessen schräge Seiten den oberen und unteren Rand der Lamelle bilden, während die kleine Parallele am Kniehöcker und die große Parallele entlang der Fissura calcarina gelegen sein mußte. Mit der Realisierung dieser Vorstellung kommt man so leicht nicht zu Ende. Den Ursprung der Sehstrahlung aus dem äußeren Kniehöcker (Stiel desselben) denken wir uns am einfachsten in einer Linie, die im Gehirn eine schräge Stellung von hinten-oben-innen nach unten-außen-vorn hat und ca. 6—8 mm lang ist. Es steht nichts im Wege zunächst nach dem Prinzip der kürzesten Wegstrecke anzunehmen, daß der obere und gleichzeitig mediale Abschnitt des Stieles seine Fasern in den dorsalen Abschnitt der Gratioletschen Strahlung und damit der Sehmarklamelle schickt, während die Fasern aus dem unteren und zugleich lateralen Abschnitt des Stieles dann in ventralen Teilen der Sehmarklamelle verlaufen mußten, zunächst einmal ganz abgesehen von der Möglichkeit einer Stieldrehung, wie ich sie beim inneren Kniehöcker und der Hörmarklamelle für nicht ausgeschlossen halte und die dadurch zustande kommen könnte, daß bei Hund und Katze dem äußeren und inneren Kniehöcker des Menschen noch ein oberer und unterer Kniehöcker entspricht und eine Verdrängung des einen Kniehöckers (oberer Kniehöcker beim Hund) nach außen (äußerer Kniehöcker beim Menschen) phylogenetisch durch die Entstehung des Neopulvinars am Thalamus gedacht werden kann. Eine Korrektur in dieser Hinsicht würde sich auf den Verlauf des Stieles aus dem äußeren Kniehöcker durch die innere Kapsel beschränken und soll hier vorläufig außer acht bleiben. Wir nehmen also der Einfachheit halber an, die oberen Fasern bleiben oben, die unteren unten. Wie aber nun weiter? Henschen gibt an, die oberen Fasern verlaufen nach der oberen Lippe der Fissura calcarina, die unteren Fasern nach der unteren Lippe der Fissura calcarina (vertikale Gliederung der corticalen Sehsphäre),

v. Monakow gibt an, die oberen Fasern endigen in oralen und die unteren in caudalen Abschnitten der Fissura calcarina (horizontale Gliederung der corticalen Sehsphäre). Man ersieht sofort, daß nur noch die dritte Permutationsmöglichkeit übrig bleibt: die ventralen Fasern endigen in vorderen Abschnitten, die dorsalen Fasern in hinteren Abschnitten der Fissura calcarina, eine Auffassung, die der v. Monakowschen konträr ist und tatsächlich Beobachtungen von A. Meyer und Nießl v. Mayendorf gerecht wird. Was die Situation weiter noch erschwerte, war die Tatsache, daß der Faserverlauf im konisch zugespitzten Markraum des Occipitalhirns besonders zwischen dem Ependymzipfel des Hinterhorns vom Seitenventrikel bis zum Occipitalpol am allerwenigsten bekannt ist, vielleicht eben wegen des hier so komplizierten Verlaufs der Sehstrahlung. In zeitraubenden Versuchen habe ich alle drei Verlaufsformen als möglich angenommen und ihre plastische Darstellung durchgeführt. Ich beschreibe jetzt den Weg genauer, auf dem ich zur Wahl der dem Faserverlauf wirklich entsprechenden Sehmarklamelle gelangt bin.

In dem mir zur Verfügung stehenden Hohlkörper des Rindengraues, in den auch die Stammganglien nach dem Plattenmodellierverfahren eingebaut waren, habe ich aus Plastolin zunächst eine Lamelle entsprechend der Gratioletschen Strahlung einmodelliert. Der orale Abschnitt machte wenig Schwierigkeiten. Aus myelogenetischen Präparaten ist unschwer zu erkennen, daß der Stiel aus dem äußeren Kniehöcker seinen linearen Querschnitt schon in der inneren Kapsel aufgibt und mit großer Apertur ausstrahlt (Stielfächer nach Pfeifer), um aus der inneren Kapsel in den Markkörper des Schläfenlappens einzutreten. Der seitliche Austritt aus der inneren Kapsel geschieht gemeinsam mit der Hörmarklamelle durch den Spalt hindurch, den die dorsale Umgrenzung (Cauda) des Linsenkerns mit dem zirkulär verlaufenden und sich zunehmend verjüngenden dorsalen Ende des Nucleus caudatus bildet (Abb. 32). In dieser Gegend erscheint der Querschnitt des Stielfächers schon steil aufgerichtet gegenüber der viel flacher gestellten Ursprungsleiste des Stieles aus dem äußeren Kniehöcker. Im weiteren Verlauf paßt sich die Sehmarklamelle von selbst der vertikalen Stellung der Gratioletschen Strahlung an. Der Stielfächer bildet eine Sattelfläche, welche dadurch zustande kommt, daß die oberen Fasern dem der inneren Kapsel zugekehrten ventrolateralen Teil des Thalamus aufliegen, ihn von innen nach außen umkreisen und bis zur Höhe des oberen Inselrandes steil aufsteigen, während die unteren Fasern mit der Hörmarklamelle nach unten außen schwimmen, sich von ihr aber alsbald dadurch trennen, daß an der Basis des Linsenkerns die vordere Kommissur sich zwischen beide einlagert. Die Hörmarklamelle läuft darüber, die Sehmarklamelle darunter hinweg. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle liegt dem Stabkranz des Gyrus fornicatus untrennbar an und isoliert sich erst nach Überbrückung des Unterhorns dicht unterhalb dessen Ursprung aus dem Seitenventrikel, um als freier Rand (Margo superior) nach der Fissura calcarina zu gelangen. Der ventrale Saum verläuft sublentikulär nach vorn-außen-unten dem Pol des Schläfenlappens zu, umkreist das orale Ende des Unterhorns (temporales Knie der Sehstrahlung nach Flechsig) und nimmt alsbald seinen weiteren Verlauf in jenem vorgebildeten Spalt, der zwischen der basalen Wand des Unterhorns einerseits und der Crista interna fissurae collateralis andererseits liegt (Abb. 33). Der ventrale Saum der Sehmarklamelle liegt dem Stabkranz des Gyrus

hippocampi untrennbar an und isoliert sich erst an der Basis des Unterhorns vom Seitenventrikel, um als freier Rand (Margo inferior) nach der Fissura calcarina zu gelangen. Zwischen dem obereren und unteren Saum liegt das Kontinuum der Sehmarklamelle ausgespannt. Von den mannigfachen Verwerfungen und Impressionen, welche die Sehmarklamelle erfährt, abstrahiere ich vorläufig noch. Für die Endausbreitung der Fasern in der Fissura calcarina sind die oben angegebenen drei Verlaufsmöglichkeiten ausschlaggebend, die ich nunmehr diskutiere.

Erster Verlaufstypus.

Wenn Henschen recht hat, daß der oberen Netzhauthälfte der obere Teil des äußeren Kniehöckers und weiterhin die Oberlippe der Fissura calcarina

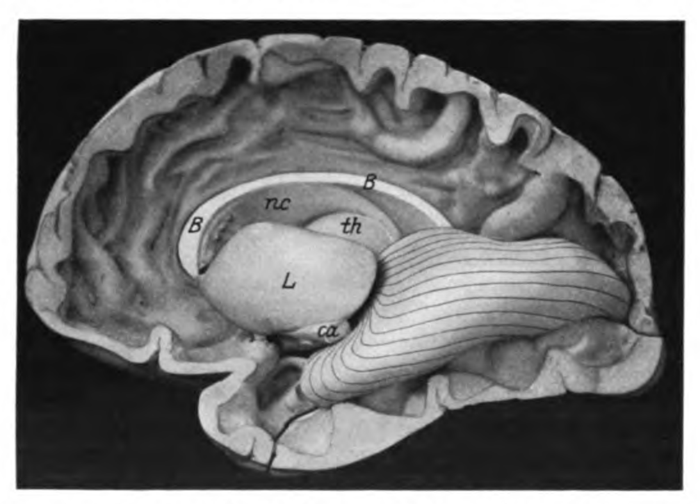


Abb. 26. Erwägungen über Verlaufsmöglichkeiten der Sehstrahlung. Realisierung der Verlaufsform mit hufeisenförmigem Eintritt in den Cortex: Obere Etage nach oralen Abschnitten der Oberlippe, mittlere Etage nach caudalen Abschnitten der Ober- und Unterlippe, untere Etage nach oralen Abschnitten der Unterlippe der Fissura calcarina. (Vertikale Gliederung der corticalen Sehsphäre im Sinne von Henschen.) B Balken. L Linsenkern. nc Nucleus caudatus. th Thalamus opticus. ca Commissura anterior.

zugeordnet ist und gleicherweise der unteren Netzhauthälfte der untere Teil des äußeren Kniehöckers und weiterhin die Unterlippe der Fissura calcarina entspricht, mit anderen Worten eine vertikale Gliederung der corticalen Sehsphäre angenommen werden muß, so steht der Annahme nichts im Wege, daß die dorsalen Abschnitte der Gratioletschen Strahlung, soweit sie überhaupt optische Bahnen enthält, die zuführenden Fasern für die Oberlippe und der ventrale Abschnitt die zuführenden Fasern für die Unterlippe der Fissura calcarina abgibt. Unter der Voraussetzung, daß die Sehstrahlung sich dann noch zum Kontinuum der Sehmarklamelle zusammenordnet, ergibt sich zwangsläufig als Einfallspforte in den Cortex die Hufeisenform mit dem oberen Schenkel in der oberen Lippe der Fissura calcarina, die Rundung im Gyrus descendens nahe dem Occipitalpol und dem Unterschenkel entlang der Unterlippe der Fissura calcarina. Der dorsalste Saum der Sehmarklamelle müßte dann in den oralen Abschnitt der Oberlippe der Fissura calcarina einmünden,

der ventralste Saum in den oralen Abschnitt der Unterlippe der Fissura calcarina, während die caudalen Abschnitte der Ober- und Unterlippe ihre Faserversorgung mittleren Bezirken der Sehmarklamelle entnehmen müßten. Diese Auffassung hat vom Standpunkt des Anatomen aus etwas sehr Verlockendes. Myelogenetische Präparate zeigen auf Sagittalschnitten sinnenfällig den Eintritt der Sehstrahlung in das Gebiet der Fissura calcarina in Hufeisenform (Abb. 71 u. 78). Es würde dies zu der Vorstellung führen, daß in dem konisch zugespitzten Occipitalhirn die Sehmarklamelle entsprechend der Konvexität der lateralen Hirnoberfläche im Markkörper darin auch eine dazu parallel gerichtete konvexe Form annimmt, um sich letzten Endes glockenförmig auf die vertikal gestellte Facies interna der Medianebene des Hinterhaupthirns, also vom Markkörper her auf die Fissura calcarina aufzustülpen. Den kürzesten Weg würde dann der dorsale Saum der Sehmarklamelle nach dem oberen Pol des Hufeisens (oraler Abschnitt der Oberlippe) und der ventrale Saum der Sehmarklamelle nach dem unteren Pol des Hufeisens (oraler Abschnitt der Unterlippe) darstellen, während die Fasern der mittleren Etage den weitesten Weg parallel zur Konvexität der lateralen Außenfläche des Gehirns nach dem Occipitalpol zu nehmen müßten (Abb. 26).

Diese Auffassung erwies sich anatomisch überaus schwer darstellbar, und zwar deshalb, weil bei geeigneter Schnittrichtung eine schwalbenschwanzförmige bzw. digammaartige Gabelung der Sehmarklamelle, mit der einen Verlaufsrichtung nach der Oberlippe und mit der anderen nach der Unterlippe, nachweisbar ist (Abb. 83), weil ferner im Cuneus ganz einwandfrei zwei Lamellenschichten im Sagittalschnitt sichtbar sind (Abb. 84), Tatbestände, die unter keiner Bedingung mit Schnittrichtungen durch eine so geformte Sehmarklamelle zu erzielen sind.

Zweiter Verlaufstypus.

Wenn v. Monakow recht hat, daß die in der oberen Etage der Gratioletschen Strahlung verlaufenden optischen Bahnen nach vorderen Abschnitten der Fissura calcarina, die in der unteren Etage enthaltenen dagegen nach hinteren Abschnitten der Fissura calcarina verlaufen, mit anderen Worten, die horizontale Gliederung der corticalen Sehsphäre bzw. deren „Kernzone" zu Recht besteht, so ergibt sich daraus eine wesentlich andere Einstrahlungsart der optischen Leitungen in das Gebiet der Fissura calcarina. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle würde dann die oralen Abschnitte der Ober- und Unterlippe, der ventrale Saum die caudalen Abschnitte der Ober- und Unterlippe versorgen müssen. Eine solche Auffassung würde von vornherein der in Präparaten nachweisbar schwalbenschwanzförmigen Aufteilung mit der Faserrichtung nach der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina gerecht werden.

Beim Versuch der plastischen Darstellung einer so gestalteten Sehmarklamelle ergaben sich schon bei der Einmodellierung in das Rindengrau große Schwierigkeiten. Von der Ursprungsleiste am äußeren Kniehöcker aus strahlt der Stiel der Sehmarklamelle fächerförmig auseinander und ist beim seitlichen Austritt aus der inneren Kapsel bereits fast vertikal derart aufgerichtet, daß der dorsale Saum, der dem ventrolateralen Teil des Thalamus aufliegt und ihn umkreist, fast senkrecht bis zur Höhe des oberen Inselrandes aufsteigt, hori-

zontal nach hinten verläuft, das Unterhorn an seiner Ursprungsstelle aus dem Seitenventrikel überbrückt und nun von oben her in das Calcarinagebiet eindringt. Er müßte dann nach der durch v. Monakow gegebenen Auffassung in oralen Abschnitten der Oberlippe endigen. Das ist nachweislich nicht der Fall. In myelogenetischen Präparaten sieht man diesen Saum auf weiter Strecke durch den Cuneus ungeschmälert verlaufen und in dorsalen Gebieten endigen.

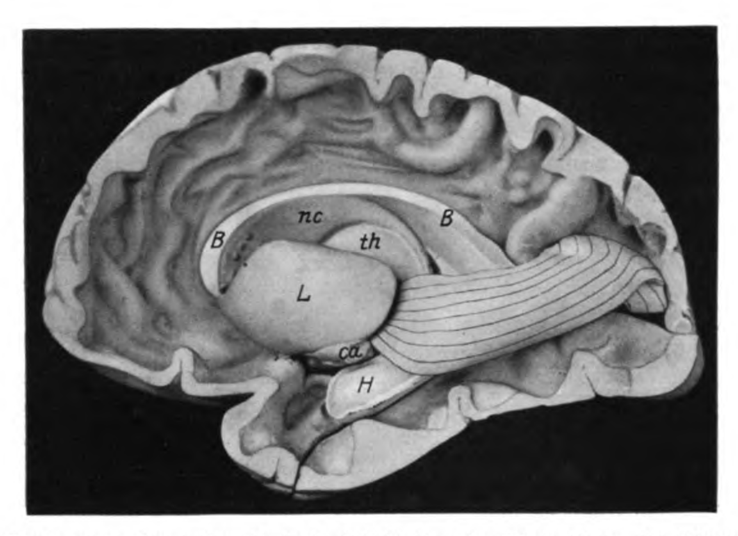


Abb. 27. Erwägungen über andere Verlaufsmöglichkeiten der Sehstrahlung. Realisierungsversuch der Auffassung v. Monakows von der horizontalen Gliederung der corticalen Sehsphäre mit einer entsprechenden Verlaufsform der Sehstrahlung: Obere Etage nach oralen, untere Etage nach caudalen Abschnitten der Fissura calcarina. Kein schleifenförmiger Verlauf des basalen Anteils der Sehstrahlung nach dem Schläfenpol hin. (Gegen Flechsig, Meyer u. a.) B Balken. L Linsenkern. nc Nucleus caudatus. th Thalamus opticus. ca Commissura anterior. H Hippocampus im geöffneten Unterhorn des Ventrikels.

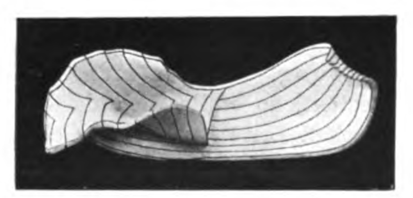


Abb. 28. Die der horizontalen Gliederung der Sehsphäre nach v. Monakow entsprechende Verlaufsform der Sehstrahlung von innen betrachtet.

Wie dieser dorsale Saum nach oralen Abschnitten der Unterlippe der Fissura calcarina gelangen soll, bliebe ein weiteres Problem, da einer solchen Verlaufsrichtung das Hinterhorn des Seitenventrikels im Wege steht. Die Bahn müßte dann das Hinterhorn von oben her medial oder lateral umgreifen, ein auf myelogenetischen Präparaten nicht beobachteter Verlauf, zumal sich die Unterlippe der Fissura calcarina, soweit sie mit der Area striata ausgestattet ist, beträchtlich weiter oralwärts erstreckt als die Oberlippe (Abb. 30 und 31).

Dritter Verlaufstypus.

Es ist denkbar, daß entgegengesetzt der Annahme v. Monakows der ventrale Saum nach oralen Abschnitten des Calcarinagebietes und der dorsale Saum nach caudalen Abschnitten desselben verliefe. Dafür gibt es mannigfaltige anatomische Anhaltspunkte. Es wurde oben schon darauf hingewiesen, daß A. Meyer und Nießl v. Mayendorf diesbezügliche Beobachtungen mitgeteilt haben. Wir wissen, daß der ventrale Saum zunächst untrennbar Stabkranzteilen des Gyrus hippocampi anliegt und sich erst in oralen Abschnitten der Unterlippe der Fissura calcarina davon isoliert, zunehmend höher gelegene Faseranteile der Sehmarklamelle müßten dann mit ihrem Endigungsbezirk zunehmend caudalwärts rücken, bis mit dem Beginn der Fissura calcarina, also da, wo Ober- und Unterlippe sich paarig gegenüberstehen, die Gabelung nach oben und unten hin erfolgen müßte, während der dorsale Saum der Sehmarklamelle, welcher mit Stabkranzteilen des Gyrus fornicatus nach oben steigt, den Cuneus durchquerend, die Faserversorgung des caudalen Restes der Fissura calcarina und der Kappe am Occipitalpol, die wir in der Regel noch mit der Area striata ausgestattet finden, zu übernehmen hätte. Der Verlauf der Verbindungsstücke zwischen jenen beiden Anteilen, die vorläufig als getrennt angenommen wurden, mußte sich aus der Herstellung der Kontinuität der Sehmarklamelle von selbst ergeben. Diese Auffassung war anatomisch darstellbar und an myelogenetischen Präparaten zu verifizieren.

Bei der Kontrolle der Richtigkeit dieser Auffassung erwies sich folgende Methode als besonders empfindlich. Die Sehmarklamelle wurde zunächst nach einem der drei Verlaufstypen mit Plastolin in den Hohlraum des Rindengraus einmodelliert und die oberen und unteren, vorderen und hinteren Begrenzungen an myelogenetischen Präparaten rein topographisch in bezug auf die Stammganglien, das Ventrikelsystem, die Schläfen-, Scheitel- und Hinterhauptwindungen und zur Lage der Fissura calcarina ermittelt. Digitationen und Impressionen, Ausbiegungen bei entgegenstehenden Hindernissen erstanden von selbst aus der Unebenheit des Hohlkörpers.

Ob eine auf diesem Wege entstandene Form der Sehmarklamelle im groben und allein als räumliches Gebilde der Wirklichkeit entspricht und auch wie weit das der Fall ist, ließ sich dadurch ermitteln, daß man mit einem langen anatomischen Messer Schnitte durch die halbstarre Plastolinlamelle machte und kontrollierte, ob der Querschnitt davon in Präparaten überhaupt vorkommt. Zum Ausgang dienten Schnittserien myelogenetischer Präparate verschiedenster Entwicklungsstufen in 11 verschiedenen Schnittrichtungen, deren Lage die folgende war: 1. Horizontalschnitte; 2. lateral schräg abfallende Horizontalschnitte (je eine Serie mit einem Neigungswinkel von 45° und 60°); 3. caudal schräg abfallende Horizontalschnitte; 4. Frontal- und Bifrontalschnitte; 5. geneigte Frontalschnitte (je 2 Serien mit Neigung von oben vorn nach unten hinten und eine Serie mit Neigung von hinten oben nach vorn unten); 6. Sagittalschnitte; 7. abgedrehte Sagittalschnitte (je eine Serie mit der Schnittrichtung von außen vorn nach innen hinten und eine solche mit der entgegengesetzten Schnittrichtung von innen vorn nach außen hinten).

Sehr zustatten kamen auch stark entfärbte Weigert-Pal-Präparate verschiedenster Schnittrichtung aus Gehirnen Erwachsener, in denen sich bekanntlich

die Gratioletsche Strahlung überaus markant abhebt. Diese Methode allein schon ergab nun mit großer Wahrscheinlichkeit die Richtigkeit des dritten Verlaufstypus.

Um nun über die Verlaufsweise und Verteilung der Fasern innerhalb der Sehmarklamelle näheren Aufschluß zu gewinnen, wurde jene Form der Sehmarklamelle, die sich aus der Korrektur nach Präparaten ergeben hatte und bei welcher Abweichungen sich aus dem Vergleich mit Faserpräparaten nur noch innerhalb einer gewissen Variationsbreite nachweisen ließen und die letzten Endes als persönliche Differenz in Kauf genommen werden mußten, wurde jene Form in Gips abgegossen und nach rein mathematischen Gesetzen eine möglichst gleichmäßige Verteilung einer in begrenzter Zahl angenommener Fasern über die bizarr geformte Fläche vorgenommen und aufgezeichnet. Die Einzeichnung des Faserverlaufs erfolgte nach dem Prinzip des geometrischen Ortes für alle gleichen Teilpunkte auf Verbindungslinien, welche zwischen entsprechenden (konjugierten) Teilpunkten der äußersten dorsalen und ventralen Begrenzungslinie gezogen wurde, mit anderen Worten der Weg vom äußeren Kniehöcker bis zum Occipitalpol einerseits (dorsaler Saum der Sehmarklamelle) und vom äußeren Kniehöcker nach dem oralen Beginn der Area striata in der Unterlippe der Fissura calcarina (ventraler Saum der Sehmarklamelle) andererseits wurden ausgemessen, in gleiche Teile geteilt und die entsprechenden (konjugierten) Punkte mit einander verbunden, alle diese Strecken halbiert, geviertelt, geachtelt usf. ergaben nun den Verlauf der zwischen den Extremen gelegenen Fasern.



Abb. 29. Fötalgehirn aus dem 5. Monat. Nach J. Kollmann. Entwickelungsmechanisches Zustandekommen der Fissura calcarina und ihrer Cuneo-lingualfalte im hinteren Drittel.

Die Aufgabe wurde durch einen Glücksumstand noch wesentlich vereinfacht. Die Fissura calcarina verläuft bekanntlich auf der Medianseite des Gehirns als untere Abgrenzung des Cuneus horizontal und geradlinig von vorn nach hinten, um sich nahe dem Occipitalpol, wie der Name sagt, spornförmig aufzuteilen mit einem Ast nach oben, mit dem anderen nach unten (Abb. 113). Über die Variationen dieses Verlaufs berichte ich an anderer Stelle. In der naturgetreuen Nachbildung des von mir verwendeten Gehirns lag die Aufgabelung direkt am Occipitalpol. Nun wissen wir, daß die Fissura calcarina analog der Fissura Sylvii nur den Eingang zu einer Grube oder Tasche von recht erheblicher Tiefe bildet. Das Abloten dieser Tasche ergab eine horizontale Stellung und eine fast klassische Form derselben. Der durch die Fissura calcarina gelegte horizontale Querschnitt ist ein rechtwinkliges Dreieck mit der großen Kathete entlang der Fissura calcarina, der Hypothenuse entlang der Crista interna fissurae calcarinae (Vortreibung des Rindengraus in den Markkörper hinein) und der kleinen Kathete als Lot, welches man vom Cuneusstiel nach dem tiefsten Punkt der Grube, dem Calcar avis, fällen kann, also jener Einstülpung, die das Hinterhorn an der Ursprungsstelle aus dem Seitenventrikel medial einbuchtet und in welchem die Fissura calcarina mit der schräg von hinten oben als vordere Abgrenzung des Cuneus herabkommenden Fissura parietooccipitalis zusammenfließt. Verschafft man sich durch Ausbreiten beider Lippen Einblick in diese Fossa calcarina, so gewahrt man auf ihrem Grunde in der Regel eine vertikal

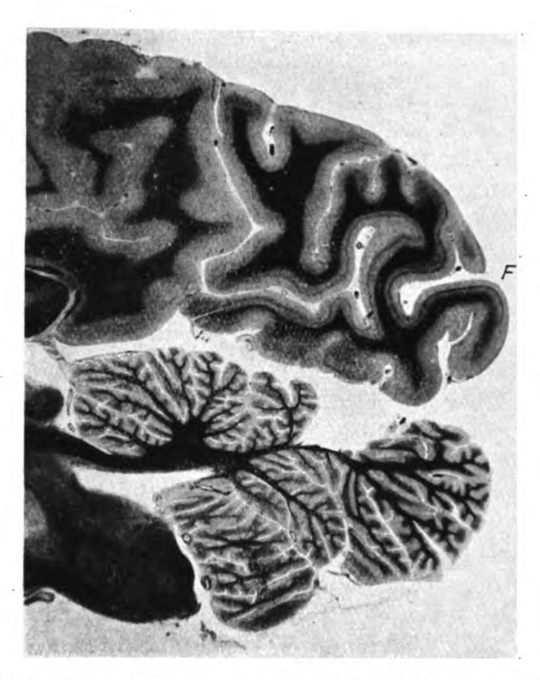


Abb. 30. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen (Weigert-Pal-Färbung). **Regelrechte Überbrückung der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina auf dem Furchengrunde im hinteren Drittel durch eine Vertikalfalte** (Gyrus cuneo-lingualis). F Fissura calcarina. In der Besetzung mit dem Vicq d'Azyrschen Streifen überragt die Unterlippe die Oberlippe nur unwesentlich.

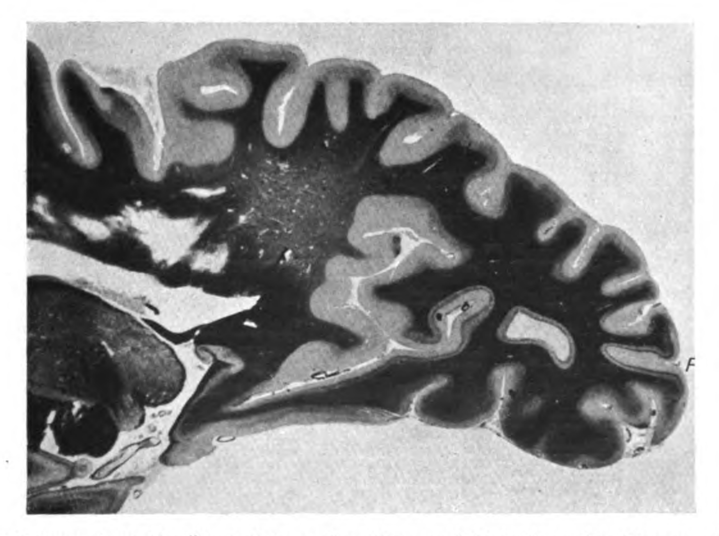


Abb. 31. Seltenere, doppelte Überbrückung der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina auf dem Furchengrunde durch zwei Vertikalfalten (Gyrus cuneo-lingualis anterior et posterior). In der Besetzung mit dem Vicq d'Azyrschen Streifen überragt die Unterlippe die Oberlippe oralwärts beträchtlich.

gestellte, also den Raum zwischen Ober- und Unterlippe auf dem Grunde der Furche überbrückende Querwindung (Gyrus cuneo-lingualis nach Cunningham). Diese Falte sitzt etwa an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel der Fissura calcarina in der Tiefe verborgen (Abb. 30). Sehr häufig sind es deren zwei, die andere wird dann an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel in der Tiefe verborgen aufgefunden (Abb. 31). Wir unterscheiden also eine vordere Vertikalfalte der Calcarinagrube (Gyrus cuneolingualis anterior fossae calcarinae) und eine fast konstante hintere Vertikalfalte der Calcarinagrube (Gyrus cuneo-lingualis posterior fossae calcarinae). Nicht selten tritt die eine oder die andere an der Medianfläche des Hinterhaupts zutage, um an dieser Stelle dann die Lippen der Fissura calcarina auseinander klaffen zu lassen. Mit diesen Vertikalfalten ist nicht zu verwechseln der Gyrus descendens, der am Occipitalpol den Spornteil halbmondförmig und an der Oberfläche sichtbar abschließt. Beide Vertikalfalten sind fast immer mit der Area striata ausgestattet. In bezug auf die Faserverteilung der Sehmarklamelle auf die Gyri cuneo-linguales hätte ich mir anfangs keinen Rat gewußt. Das von mir verwendete Gehirn besaß, ohne sonst vom Normaltypus abzuweichen, keine solchen Querfalten und ermöglichte dadurch zunächst die Gewinnung der einfachsten Verlaufsform der Sehstrahlung.

Schnitte durch die Sehmarklamelle mit Faseraufzeichnnug ergaben nun sofort wieder erhebliche Differenzen im Vergleich mit den Präparaten, sofern an Stellen, wo nach dem Querschnitt der konstruierten Sehmarklamelle längs-, schräg- oder quergetroffene Fasern sichtbar werden mußten, dies in den entsprechenden Präparaten nicht der Fall war. Die Sehmarklamelle wurde demgemäß neu modelliert, wieder abgegossen, die Fasern aufgezeichnet, wieder kontrolliert und das so lange fortgesetzt, bis sich wesentliche Differenzen nicht mehr ergaben. Dieses Studium belehrte gleichzeitig über die Breite individueller Variationen, die größer war, als ich ursprünglich angenommen hatte. Letzten Endes kam ein Schema zustande, welches die Mitte hielt innerhalb engerer persönlicher Differenzen. Ich beschreibe zunächst die so zustande gekommene Sehmarklamelle nach Form und Faserverlauf und komme auf Variationen weiter unten zurück.

4. Form und Faserverlauf der Projektionsmarklamelle der Fissura calcarina.

a) Morphologie und Topographie der Sehmarklamelle im Groben.

Die Beschreibung der Sehmarklamelle des Großhirns, in welcher die Sehstrahlung verlaufend gedacht werden muß, geht am besten aus von topographischen Beziehungen. In den Binnenraum jenes Hohlkörpers, der das Rindengrau einer Hemisphäre in achtfacher Vergrößerung darstellt, ragen die Furchen der Hirnoberfläche als freistehende erhabene Leisten hinein, die ich jeweils als vorspringende Binnenleisten (Cristae internae der entsprechenden Furchen) bezeichnen will. So zeigt Abb. 32 die Crista interna fissurae hippocampi, die Crista interna fissurae collateralis, die Crista interna fissurae parieto-occipitalis und die Crista interna fissurae calcarinae. Die letzten beiden Fissuren fließen bekanntlich, zwischen sich den Cuneus fassend, im Calcar avis zusammen, jenem Leistenknopf, der am weitesten an der Binnenwand (Facies interna)

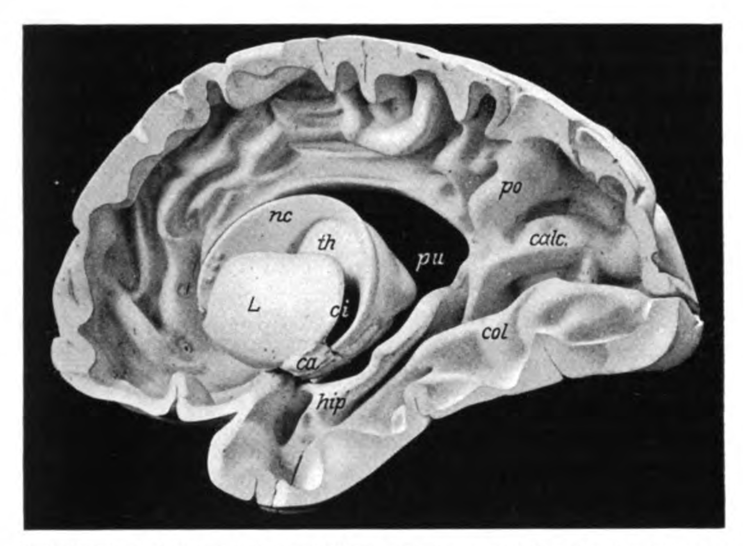


Abb. 32. Rindengrau eines menschlichen Gehirns von innen gesehen (Facies interna der Medianseite). Die Furchen der Hirnoberfläche erscheinen als freistehende erhabene Leisten (Cristae). calc Crista interna fiss. calcarinae. po Crista interna fiss. parieto-occipitalis. hip Crista interna fiss. hippocampi. col Crista interna fiss. collateralis. L Linsenkern. nc Nucleus caudatus. th Thalamus opticus. pu Pulvinar. ca Commissura anterior. ci Capsula interna.

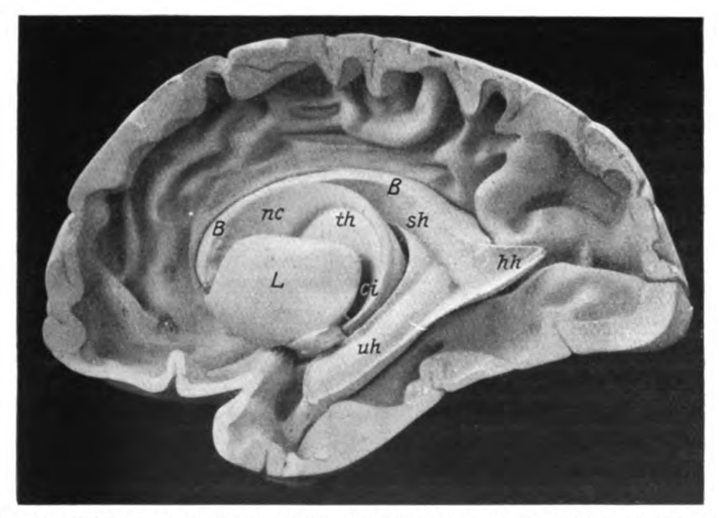


Abb. 33. Die topographischen Beziehungen des Rindengraues und der Stammganglien zu Ventrikelsystem und Balken. B Balken. L Linsenkern. nc Nucleus caudatus. th Thalamus opticus. uh Unterhorn. sh Seitenhorn. hh Hinterhorn des Ventrikels. ci Capsula interna.

der Medianseite des Gehirns lateralwärts vorspringt. Dicht oberhalb von diesem Vorsprung befindet sich ein zweiter Leistenknopf von geringerer Größe. Ich bezeichne ihn als Tuberculum superius (oberen Höcker) der Crista interna fissurae parieto-occipitalis zum Unterschied von dem eben genannten Tuberculum inferius (unteren Höcker), welch letzteres sich regelmäßig in den Ventrikel vorbuchtet und, mit Ventrikeltapete überzogen, den klassischen Namen Calcar avis trägt. Zwischen dem großen unteren und den kleinen oberen Höcker liegt stets eine sattelförmige Einsenkung, die ich das untere Joch (Jugulum inferius) nennen will. Dicht oberhalb des oberen Höckers befindet sich fast regelmäßig auch ein Sattel in der Crista interna fissurae parieto-occipitalis: das obere Joch (Jugulum superius). Diese Jochbildungen sind topographisch wichtig. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle (Margo superior radiationis opticae) benutzt entweder das obere oder das untere Joch als Eintrittspforte in den Markraum des Cuneus.

Ich lasse nunmehr eine Formbeschreibung der nach dem Plattenmodellierverfahren hergerichteten Basalganglien des Gehirns folgen. Entsprechend dem Grundsatz, die Bestandteile des Markkörpers auszulassen, gähnt dicht unterhalb des Rindengraus vom Gyrus fornicatus in Abb. 32 ein großes Loch: die Durchtrittsstelle des Balkens. Außerdem fehlt auch noch das Ventrikelsystem. Die innere Kapsel erscheint als breiter Spalt, dorsolateral begrenzt vom Nucleus caudatus in seinem ganzen Verlauf von der Verschmelzungsstelle mit dem vorderen Teil des Linsenkerns, zirkelförmig nach hinten verlaufend und sich fortgesetzt verjüngend bis zu der Stelle des unteren Teiles der Cauda des Linsenkerns, wo die vordere Commissur die Basis desselben schräg kreuzt und wo er sich mit dem Schwanzende zwischen Opticus und vordere Commissur hineinzwängt. Parallel zu diesem sichelförmigen Verlauf des Nucleus caudatus wird der breite Spalt, als welcher hier die innere Kapsel erscheint, unten und zugleich nach vorn abgegrenzt durch die dorsale und caudale Begrenzung des Linsenkerns.

Der Thalamus erscheint schalenförmig und flach gedrückt, dem mittleren und hinteren Abschnitt des Nucleus caudatus medial angesetzt und sich in der lateralen Abgrenzung dessen Verlaufsform durchaus fügend. Nur das Pulvinar springt medial weit vor. Das ventro-caudale Ende des Thalamus ist zapfenförmig ausgezogen und folgt, den äußeren und inneren Kniehöcker zum großen Teil in sich aufnehmend, dem zirkelförmigen Verlauf des Endes vom Nucleus caudatus. Dem äußeren Kniehöcker bleibt oben und vorn noch Substanz des Thalamus vorgelagert, die in der zunehmenden Verjüngung nach unten hin auf Horizontalschnitten mondsichelförmig dem Kniehöcker vorn aufgesetzt erscheint (Substantia grisea praegeniculata). Der Teil des ventralen Zapfens vom Thalamus opticus, welcher der inneren Kapsel zugekehrt ist, bildet eine Sattelfläche und geht unmittelbar in den Tractusteil des äußeren Kniehöckers über.

Die Beschreibung des feineren Baues der Ursprungsleiste des Stieles aus dem äußeren Kniehöcker soll hier vorläufig unterbleiben und der Verlauf der Sehstrahlung innerhalb der Sehmarklamelle erst da aufgenommen werden, wo diese aus der inneren Kapsel seitlich austritt (Stielfächer der Sehstrahlung). Von größter Bedeutung für die Form der Sehmarklamelle und den Verlauf der Sehstrahlung in derselben ist das Ventrikelsystem. Abb. 33 gibt den



Abb. 34. Form und Faserverlauf der Sehmarklamelle. Ursprung des Stielfächers aus der inneren Kapsel. K Temporales Knie der Sehstrahlung (Flechsig). Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der Sehsphäre. B Balken. L Linsenkern. nc Nucleus caudatus. th Thalamus opticus. col von der Basis des Gehirns aus vorgetriebenes Rindengrau der Fissura collateralis. cul Höchste Erhebung (Culmen) der eben genannten Crista interna fissurae collateralis.

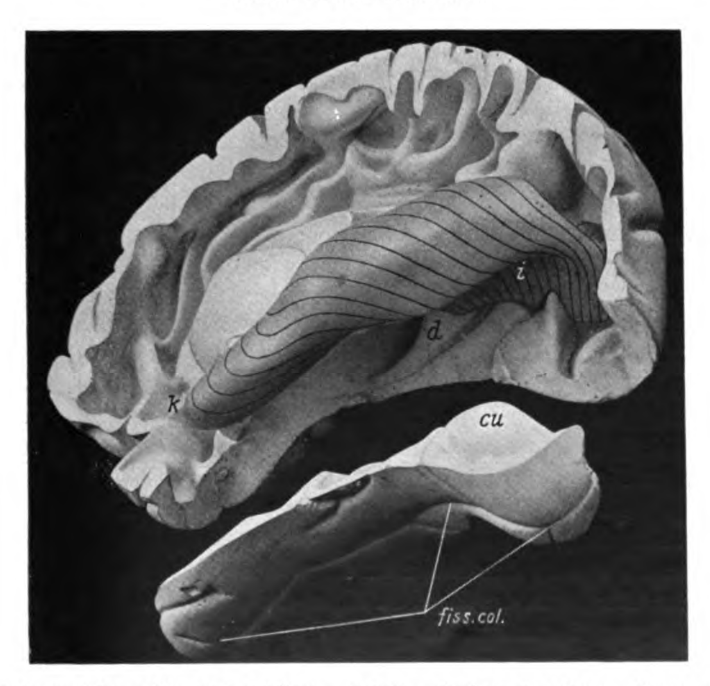


Abb. 35. Sehmarklamelle von außen — vorn — unten gesehen. Demonstration der basalen Duplikatur (d) und basalen napfförmigen Impression (i) der Sehmarklamelle. Verlauf des ventralen Saumes der Sehmarklamelle nach oralen Abschnitten der Sehsphäre. K Temporales Knie der Sehstrahlung. Fiss. col Fissura collateralis. cu der die napfförmige Impression bedingende höchste Punkt (Culmen) der Fissura collateralis.

Ventrikel nach dem Plattenmodellierverfahren wieder. Unter Fissur verstehen wir eine Hirnfurche, die sich bis in den Ventrikel hinein einstülpt und dort entsprechend plastisch vorwölbt. Demzufolge erscheint jetzt mit der Ventrikeltapete überzogen die Crista interna fissurae hippocampi als Hippocampus, der Zusammenfluß der Christae internae fissurae parieto-occipitalis et fissurae calcarinae in dem oben bereits erwähnten Tuberculum inferius als Calcar avis und der vordere kleinere Höcker auf der Crista interna fissurae collateralis als Eminentia collateralis im Innern des Ventrikels. Zwischen dem Ventrikelboden des Unterhorns vom Seitenventrikel und dem vorderen Abschnitt der Crista interna fissurae collateralis sehen wir einen schmalen Spalt, prädestiniert zur Aufnahme des ventralen Saumes der Sehmarklamelle (Margo inferior radiationis opticae). Zur Vermeidung jeden Mißverständnisses wird der Name Fasciculus longitudinalis inferior geflissentlich nicht gebraucht. Am Hinterhorn des Seitenventrikels ist der Ependymfortsatz, welcher nach Form, Länge und Lage bekanntlich stark variiert, fortgelassen. Sein caudales Ende ragt nicht selten bis in die Oberlippe der Fissura calcarina hinauf. Im hinteren Drittel der Crista interna fissurae collateralis erhebt sich eine Kuppe von über Walnußgröße (Culmen cristae internae fissurae collateralis), welche im basalen Teile der Sehmarklamelle fast regelmäßig eine mächtige Eindellung, die napfförmige Impression (Impressio lanciformis) hervorruft.

Nach diesen topographischen Vorbemerkungen gestaltet sich die Darstellung der Sehmarklamelle relativ einfach. Um die Einstrahlung der optischen Bahnen in die Unterlippe der Fissura calcarina zu zeigen, mußte am Modell noch ein Hilfsschnitt angelegt werden. Die langgestreckte Crista interna fissurae collateralis fällt medialwärts steil ab nach dem Gyrus lingualis. Der Schnitt wurde diesem Talgrunde entlang geführt und das losgetrennte Stück ein wenig abgerückt. Der orale Beginn und das caudale Ende sind in den Abb. 34 und 35 sichtbar gemacht worden.

Der Stiel der Sehstrahlung aus dem äußeren Kniehöcker wird dadurch zum Stielfächer, daß sich die Sehstrahlung der Sattelfläche des oben beschriebenen ventralen Zapfens vom Thalamus untrennbar auflagert. Nicht allein dadurch, sondern auch weil Ursprungsfasern aus oberen Teilen des äußeren Kniehöckers Sehhügelsubstanz durchsetzen müssen, um nach vorn zur Sattelfläche zu gelangen und dieselbe in bogenförmigem Verlauf nach außen zu umkreisen, entsteht auf Schnittpräparaten leicht der Eindruck des Ursprunges gewisser Anteile der Sehstrahlung aus dem Thalamus selbst, was in Wirklichkeit nicht so leicht nachweisbar ist. Man ersieht, daß selbst sekundäre Degenerationen aus der Sehstrahlung nach dem Thalamus hin für den Ursprung derselben aus dem Sehhügel nicht beweisend zu sein brauchen. Am lateralen Austritt aus der inneren Kapsel sehen wir die Sehstrahlung in der Sehmarklamelle bereits fächerförmig breit ausgezogen und im Querschnitt der Vertikalstellung angenähert (Stielfächer).

Der dorsale Saum der Sehmarklamelle steigt ganz steil auf und verläßt die innere Kapsel in der Regel in Höhe des oberen Inselrandes, Stabkranzanteile des Gyrus fornicatus als Leitseil benutzend. Individuell variierend verläuft dieser Saum nun entweder horizontal oder leicht ansteigend oder im Bogen (mit der Konvexität nach oben) caudalwärts, überbrückt den Ventrikel an der Ursprungsstelle des Unterhorns aus dem Seitenventrikel und passiert

entweder das obere oder das untere Joch der Crista interna fissurae parieto-occipitalis, in dieser Gegend nicht selten in winkliger Abknickung die letzten Stabkranzfasern zum Gyrus fornicatus abgebend, um nunmehr bald flacher, bald steiler, je nachdem das „obere Joch“ (Abb. 72) oder das „untere Joch“ (Abb. 71) als Eintrittspforte benutzt wurde, durch das Mark des Cuneus hindurch schräg von vorn oben nach hinten unten abzufallen und die Crista interna fissurae calcarinae etwa dort zu erreichen, wo das Ende des Ependymzipfels vom Hinterhorn des Seitenventrikels liegt, es sei denn, daß dieser nach oben oder unten variierend verlagert ist, was sofort zu Modifikationen führt. Dieser dorsale Saum versorgt caudale Abschnitte der Fissura calcarina und die Kappe des Occipitalpols, soweit sie mit der Area striata ausgestattet ist.

Der ventrale Saum der Sehmarklamelle liegt in der inneren Kapsel ventralen Teilen der Hörstrahlung dicht an und verläuft mit diesen sublentikulär, beim seitlichen Austritt aus der inneren Kapsel zwischen sich und der Hörstrahlung die vordere Commissur durchlassend und nunmehr getrennt von ihr mit Stabkranzanteilen des Gyrus hippocampi nach vorn—außen—unten, also in der Richtung nach dem Schläfenpol, abzusteigen, das orale Ende des Seitenventrikels in scharfem Bogen zu umkreisen (temporales Knie der Sehstrahlung) und sich alsbald in den vorgebildeten Spalt einzulegen, der zwischen dem Ventrikelboden des Unterhorns und dem vorderen Abschnitt der Crista interna fissurae collateralis vorhanden ist, auf diesem Wege sich ständig entlastend durch Abgabe von Stabkranzanteilen zum Gyrus hippocampi. Die Fasern des ventralen Saumes der Sehmarklamelle finden ihr frühzeitiges Ende in oralsten Abschnitten der Area striata, jenem unpaarigen Teil der Calcarinalippen, durch den der vordere Abschnitt der Unterlippe den mehr zurückstehenden vorderen Abschnitt der Oberlippe weit überragt. Zwischen diesen extremen Grenzen des dorsalen und ventralen Saumes liegt das Kontinuum der Sehmarklamelle ausgespannt. Ihr Verhalten gleicht völlig dem einer elastischen Membran. In der Gegend des Stielfächers formt sie die Sattelfläche des der inneren Kapsel zugekehrten Teiles vom Sehhügel völlig ab, sie erhält sublentikulär eine Impression von der vorderen Commissur, von allen Seiten wird sie durch die in den Markkörper vorspringenden Höcker und Leisten des Rindengraues eingedellt und eingebeult: Von unten her durch die Collateralfurche (vgl. Abb. 35), von der Seite her durch die obere Temporalfurche (vgl. Abb. 47), von oben her durch die Interparietalfurche (vgl. Abb. 41) und von hinten her durch die Occipitalfurche (vgl. Abb. 39). Nirgends aber kommt es dabei zu einer Perforation, immer entstehen nur Digitationen und Impressionen. In oralen Abschnitten erhält sie eine löffelförmige Gestalt dadurch, daß sie durch das Inselgrau, welches wie ein Hochplateau in den von uns modellierten Hohlkörper hineinragt, der Außenfläche des Ventrikels so dicht aufgepreßt wird, daß sie das Unterhorn desselben als Matrize abformt. Caudalwärts vom hinteren Inselrande weitet sich der Raum beträchtlich, und dementsprechend nähert sich die Sehmarklamelle in Anpassung an die Konvexität der Hirnoberfläche mehr der Hohlschale einer Kugel. In diesem Abstand vom äußeren Kniehöcker liegt nun schon der dorsale Saum der Sehmarklamelle im oberen bzw. im unteren Joch der Binnenleiste der Scheitel-Hinterhauptfurche. Der ventrale Saum hat sich bis dahin in den schmalen Spalt unter den Ventrikelboden hineingerollt und mit der Faserversorgung jenes Teiles der Fissura calcarina begonnen, wo

der orale Teil der Unterlippe der Oberlippe noch nicht paarig gegenübersteht. In der Höhlung dieser mächtigen Schale, die in der Form sich der Hemisphärenoberfläche anpaßt und zu ihr parallel verläuft, liegt das Ventrikelsystem eingebettet. Die Einstrahlung der optischen Fasern aus dem ventralen Saum in oralste Abschnitte der Unterlippe der Fissura calcarina ist ganz natürlich und unkompliziert. Je höher in der Sehmarklamelle gelegen, desto mehr caudalwärts liegt in der Fissura calcarina der Einstrahlungsort für die Fasern. Von dem Punkte an, wo der Unterlippe die Oberlippe paarig gegenübersteht, wird der Verlauf aus zwei Ursachen kompliziert. Einmal verjüngt sich die Hemisphäre caudalwärts durch Verkürzung der Breiten- und Höhendimension und wird zum langausgezogenen Konus, zum anderen ragt in diesen Konus hinein als Verkehrshindernis das Hinterhorn des Ventrikels. Beides führt zu einer mächtigen Verwerfung des gesamten Fasersystems bzw. einer bizarren Deformation der Sehmarklamelle. Als sei die schalenförmige Lamelle für den konischen Bau des Occipitalhirns zu groß angelegt, erhält sie von unten her nicht nur durch die Gipfelhöhe der Binnenleiste der Parallelfurche (Culmen cristae internae fissurae collateralis) ihre große napfförmige Impression (Impressio lanciformis), sondern hängt in einer Duplikatur sogar lateralwärts von dieser Kuppe oft weit noch herab (basale Duplikatur der Sehmarklamelle). Die Entstehung dieser Falte hat möglicherweise entwicklungsgeschichtliche Bedeutung. Die Sehmarklamelle muß in ihren Achsenzylindern embryonal früh angelegt sein. Solange im fötalen Zustande die Insel offen steht, hängt der Schläfenlappen mit seiner Längsachse steil herab. Mit zunehmendem Alter rückt der Schläfenpol, die Fossa Sylvii schließend, nach oben vorn, wobei der gesamte Schläfenlappen um seine Längsachse gleichzeitig eine Rotation in dem Sinne erfährt, daß sein ventraler Rand gehoben und sein dorsaler Rand in die Fossa Sylvii hineingerollt wird. Dabei entsteht offenbar die oben beschriebene basale Duplikatur der Sehmarklamelle als Quetschfalte.

Mag nun der Weg auch verschlungen sein, es ist ersichtlich, wie die Einstrahlung der optischen Bahnen zur Unterlippe der Fissura calcarina gelangt. Die vertikal gestellte Sehmarklamelle rollt sich spiralig in den Konus des Occipitalhirns hinein, um auf kürzestem Wege nach der horizontal gestellten Binnenleiste der Crista interna fissurae calcarinae mit der Anordnung „untere Fasern vorn, obere Fasern hinten" zu gelangen. Wie aber erfolgt die Faserversorgung der Oberlippe? Zum Teil möglicherweise individuell variierend durch gabelförmige Aufteilung der Sehmarklamelle entlang einer mit den Fasern für die Unterlippe gemeinsamen Markleiste, die man sich auf die Crista interna fissurae calcarinae aufgesetzt denken kann. Dabei kompliziert sich nun der Aufstieg der Fasern nach der Oberlippe der Fissura calcarina ungemein durch das Dazwischentreten des Ventrikelhinterhorns und der Bildung des Calcar avis an der Stelle des Zusammenfließens der Crista interna fissurae parieto-occipitalis mit der Crista interna fissurae calcarinae. Der Faserzustrom nach der Oberlippe erfolgt unter der Basis des Hinterhorns hinweg. Gleich im oralen Beginn der Aufteilung ist aber den Fasern für die Oberlippe der Zugang von unten her dadurch gesperrt, daß der Calcar avis, also der Anfang jenes Teiles der Fissura calcarina, wo Ober- und Unterlippe paarig übereinander stehen, dem Hinterhorn so dicht anliegt, daß ein Faserdurchtritt von unten her nicht möglich erscheint. Caudalwärts erst gewährt der Raum zwischen Hinterhorn und Binnen-

leiste der Fissura calcarina zunehmend bessere Durchtrittsmöglichkeit, so daß die Fasern für den oralsten Abschnitt der Oberlippe vorerst zu weit nach hinten geraten, sich im Bogen um den caudalen Abhang des Calcar avis herumschwingen und wieder nach vorn ziehend an ihren Bestimmungsort gelangen, damit oft auf weiter Strecke auch den anderen Fasern für die Oberlippe die Verlaufsform aufprägend. Von oben her treten erst, nachdem sich das Hinterhorn des Ventrikels im Ependymzipfel geschlossen hat, Fasern an die Crista interna fissurae calcarinae heran, um nicht nur Ober- und Unterlippe der Retrocalcarina in gleicher Weise auszustatten, sondern sich auch horizontal fächerförmig auszubreiten und jene bis auf die Konvexität des Occipitalpols reichende Kappe zu versorgen, die noch mit der Area striata ausgestattet ist. Am schwierigsten

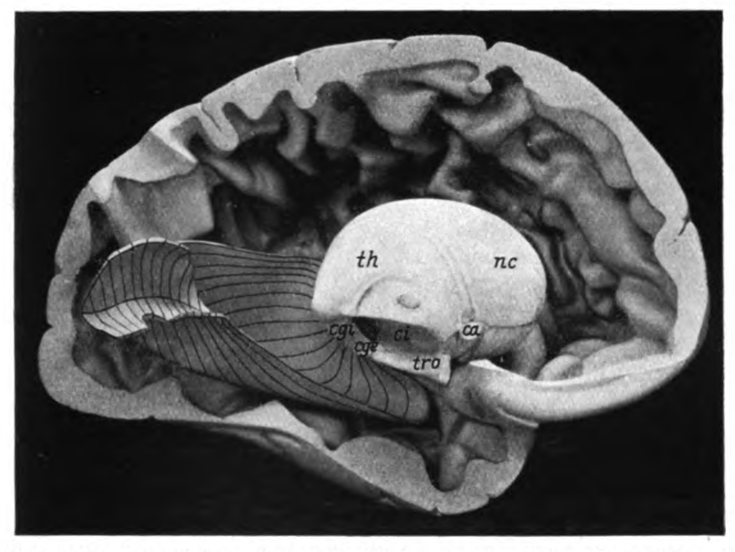


Abb. 36. Blick in das als Hohlkörper dargestellte Rindengrau einer linken Hemisphäre. Die Medianwand ist abgetragen, vom Markkörper einzig und allein die Sehmarklamelle stehen geblieben. th Thalamus opticus. nc Nucleus caudatus. ca Commissura anterior. ci Capsula interna. cgi Innerer Kniehöcker. cge Äußerer Kniehöcker. tro Tractus opticus.

ist der Faserverlauf an jener Stelle zu entwirren, wo der dorsale Saum der Sehmarklamelle die Crista interna fissurae calcarinae erreicht bzw. überschneidet. Dieser Ort befindet sich etwa in der Mitte des retroventrikulären Occipitalhirnabschnittes. Die Sehmarklamelle bildet hier eine markante Umschlagstelle im Markraum des Hinterhauptlappens. Ihre Entstehung ist begreiflich. Legt man durch die Sehmarklamelle am hinteren Ende der Insel einen Frontalschnitt, so liegen ihre Fasern in einem Stratum sagittale übereinander geschichtet. Derselbe Querschnitt liegt später kurz vor der Einstrahlung in die Fissura calcarina mit den unteren Fasern vorn und mit den oberen Fasern hinten. Die Lageveränderung vollzieht sich innerhalb einer spiralig gewundenen Fläche. Nicht selten faßt die Fissura calcarina wie der Griff eines Hirtenstabes um den Occipitalpol nach der Konvexität des Gehirns herum. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle muß dann die „Umschlagstelle“ in einer wunderlichen Kurve überschneiden, um nach dem Griffende des Stabes zu gelangen. Man

macht sich diese komplizierten Verlaufsverhältnisse am besten an einem fingierten Experiment klar. Denkt man sich die Sehmarklamelle als eine elastische Membran, trennt man sie ferner am Stiel aus dem äußeren Kniehöcker durch, und strafft nun ihre Fasern durch einen Zug nach vorn—oben—innen, so müßte an einer ganz bestimmten Stelle die eben genannte „Umschlagsstelle" deutlich hervortreten wegen des Ausgezogenseins der caudalsten Abschnitte der Sehstrahlung zu einem horizontal gespreizten Fächer. Abb. 37 gibt diese Verhältnisse in graphischer Darstellung wieder. Diese „Umschlagstelle" müßte auf Sagittalschnitten unverkennbar sein, könnte sich aber auf Horizontal- und Frontalschnitten der Beobachtung bisher entzogen haben. Die Verifikation des Verlaufs der Sehstrahlung innerhalb der Sehmarklamelle an Präparaten wird diese Tatsache bestätigen. Man ersieht auch schon die Größe der Variationsbreite, die zum Teil wenigstens davon abhängt, wie groß die Kappe ist, mit der die Area striata den Occipitalpol und Teile der Konvexität des Gehirns lateralwärts noch besetzt, ganz abgesehen davon, wieweit die Area striata den Gyrus lingualis in Anspruch nimmt. Aber auch im Cuneus entsteht für die Einstrahlung der optischen Bahnen ein recht komplizierter Faserverlauf. Es gibt Fälle, wo ein großer Teil der Vorderwand des Cuneus entlang der Fissura parieto-occipitalis bis hinauf zum oberen Joch der Crista interna dieser Furche mit Area striata ausgestattet ist. Man ersieht alsdann an Sagittalschnitten, wie die Sehstrahlung nach der Oberlippe der Fissura calcarina die Faserbesetzung dieses Bezirkes mit übernimmt, gleichzeitig den dorsalen Saum der Sehmarklamelle nach oben drängend, so daß nunmehr dessen Einlagerung in „das obere Joch" erfolgt, während sonst in den weitaus meisten Fällen sein Weg durch „das untere Joch" geht. Den Weg des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle verfolgt man am besten auf Abb. 34. Nicht mit dargestellt oder doch nur in seinem allerersten Anfangsteil ist dort der horizontal gespreizte Fächer des caudalsten Abschnittes der Sehstrahlung. Dagegen zeigt die schwalbenschwanzförmige Aufteilung der Sehmarklamelle nach der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina besser die Abb. 36. Man achte dabei auf den spiraligen Verlauf nach den oralsten Abschnitten der Oberlippe. Alle weiteren Einzelheiten werden aus dem Studium der Präparate ersichtlich sein.

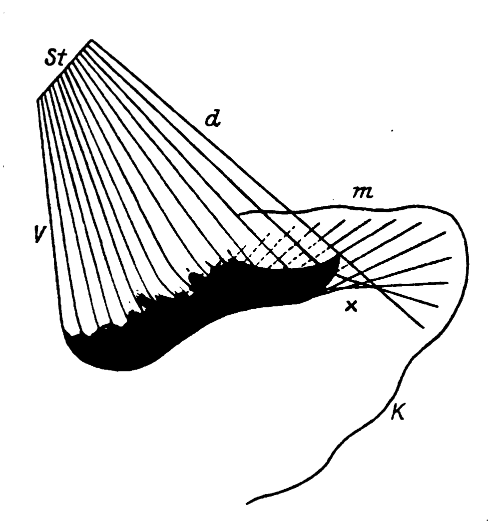


Abb. 37. Schematische Darstellung der Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum (×). St Stiel aus dem äußeren Kniehöcker. v Ventraler Saum. d Dorsaler Saum der Sehmarklamelle. m Medianseite. k Konvexität des Gehirns. Ventrikel dunkel gefärbt.

b) Die feinere Anatomie des Faserverlaufs innerhalb der Sehmarklamelle.

Es liegt in der Natur der Sache, daß die gröbere makroskopische Anatomie eines Organs oder Organbestandteiles Ungenauigkeiten enthalten muß, die nur durch eine gründliche mikroskopische Anatomie wett gemacht werden kann. Das gilt ganz besonders von dem Faserverlauf innerhalb der Sehmarklamelle. Zunächst die Sehstrahlung als Ganzes. Faserpräparate jeglicher Schnittrichtung erweisen die Annahme berechtigt, daß die Sehstrahlung in einer zusammenhängenden Markfaserlamelle verläuft (Projektionsmarklamelle der Regio calcarina). Am eindringlichsten lehren dies Sagittalschnittserien. Zur Veranschaulichung dienen Sagittalschnitte aus dem Gehirn eines 9 Wochen alten Knaben (Abb. 38—45). Die Schnitte liegen zunehmend medial. Die Schnittrichtung ist aus der idealen Sagittalebene ein wenig in dem Sinne abgedreht, daß sie von außen vorn nach hinten innen verläuft, d. h. der linke Bildrand muß dem Beschauer angenähert werden, um dem Schnitt seine natürliche Lage zu geben. Auf den ersten Blick treten vordere und hintere Zentralwindung, temporale Querwindung einschließlich Hörstrahlung und die zur Sehmarklamelle geschlossene Sehstrahlung intensiv gefärbt hervor. Die topischen Beziehungen der Hörstrahlung zur Sehstrahlung fesseln die ganze Serie hindurch die Aufmerksamkeit. In lateralen Schnitten weit getrennt nähert sie sich medianwärts mehr und mehr entsprechend ihres benachbarten Ursprungs aus dem äußeren (Sehstrahlung) und inneren Kniehöcker (Hörstrahlung). Nimmt man die Durchsicht der Präparate von außen nach innen zu vor, so stößt man auf die Sehmarklamelle zuerst in punktförmigem, dann in scheibenförmigem und endlich in kalottenförmigem Anschnitt, der hier im temporo-occipitalen Markraum gelegen ist. Wie in allen anderen Schnitten dieser Serie hebt sich in Abb. 38 die Sehstrahlung tiefschwarz ab von einer Markfolie zarteren Faserkalibers und schwächerer Tinktionsfähigkeit, ohne ihr streng parallel orientiert zu sein. Diese die Nachbarschaft des Markraumes ausfüllenden Fasern tauchen bald darüber, bald darunter, bald innen, bald außen von der Sehmarklamelle auf, so daß die letztere darin eingebettet erscheint. Wenig medial davon erscheint das Hohlkugelsegment der Sehmarklamelle ringförmig angeschnitten (Abb. 39). Von oben hinten her erzeugt eine tiefere Occipitalfurche eine deutliche Impression, die sich in Abb. 40 noch vertieft. Innerhalb des Ringes taucht bereits im eröffneten Ventrikel der Calcar avis auf. Der Ring selbst besteht im wesentlichen aus parallel gerichteten und horizontal verlaufenden Faserstutzen verschiedener Länge, nur im basalen Teil sind auf langer Strecke Fasern längs getroffen. In Abb. 40 und 41 hebt sich besonders im dorsalen Teil des Ringes die intensiv gefärbte Sehmarklamelle von einem Marklager geringerer Tinktion und daher wohl auch anderer Dignität ab. Von unten her erhält die Sehmarklamelle alsbald zahlreiche Digitationen durch von der Basis des Gehirns aus aufsteigende Furchen. Der Stielfächer der Sehstrahlung in seinem dorsalen Teil wird sichtbar. Oralwärts entwickelt die Sehstrahlung zunehmend mehr das temporale Knie mit mikroskopisch massenhaft nachweisbaren Fasern von hakenförmigem Verlauf. Die Hörstrahlung senkt sich auf die Sehmarklamelle herab. In Abb. 42 ist das temporale Knie der Sehstrahlung klassisch ausgeprägt. Der von älteren Autoren als Fasciculus longitudinalis inferior angesprochene basale Teil der Sehmarklamelle ist wegen des hier offenkundigen

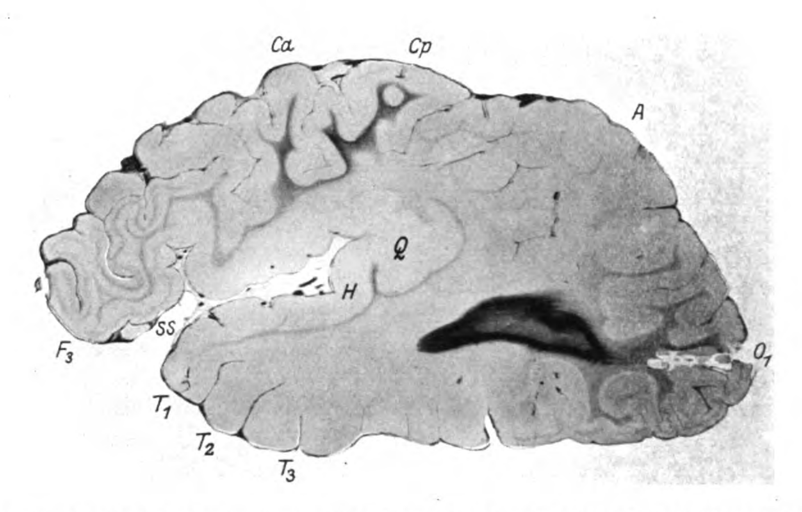


Abb. 38. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 9 Wochen alten Knaben. Diese und die folgenden Abbildungen (38 bis 45) entstammen der gleichen Schnittserie. Die Schnitte liegen zunehmend medial. Der linke Bildrand muß dem Beschauer etwas angenähert werden, um dem Schnitt seine natürliche Lage zu geben. SS Sylvische Spalte. F_3 Dritte Stirnwindung. T_1 T_2 T_3 Schläfenwindungen. A Gyrus angularis. O_1 Erste Hinterhauptwindung. Ca vordere, Cp hintere Zentralwindung. Q Temporale Querwindung. H Hörstrahlung. Die Sehstrahlung bildet eine zusammenhängende Marklamelle, deren Kontinuität nirgends unterbrochen ist. Das Präparat zeigt den kalottenförmigen Anschnitt dieser Sehmarklamelle im temporo-occipitalen Markraum. Die Sehstrahlung hebt sich hier wie in allen anderen Schnitten dieser Serie tiefschwarz ab von einer Markfolie zarteren Faserkalibers und schwächerer Tinktionsfähigkeit, ohne ihr streng parallel orientiert zu sein. Diese, die Nachbarschaft des Markraums ausfüllenden Fasern, tauchen bald darüber, bald darunter, bald innen, bald außen von der Sehmarklamelle auf, so daß die letztere darin eingebettet erscheint.

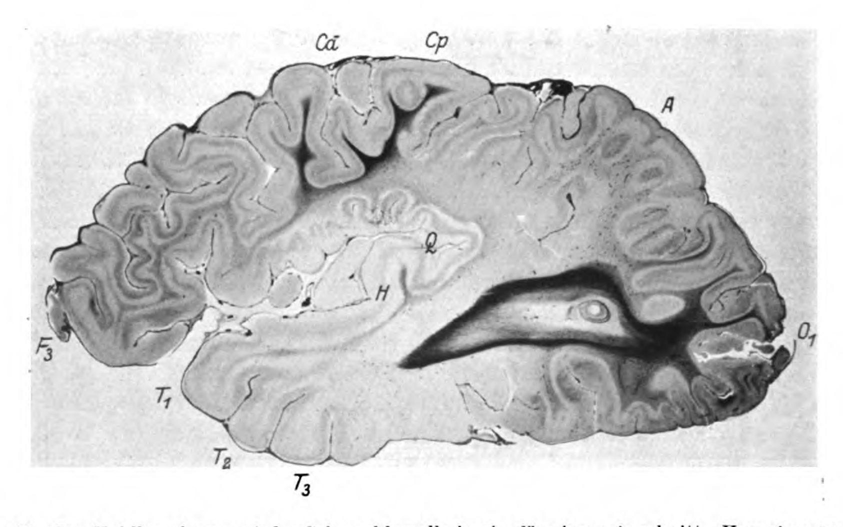


Abb. 39. Das Hohlkugelsegment der Sehmarklamelle in ringförmigem Anschnitt. Von oben hinten her eine Impression durch eine tiefere Occipitalfurche. Innerhalb des Ringes taucht bereits im eröffneten Ventrikel der Calcar avis auf. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. F_3 Dritte Stirnwindung. T_1 T_2 T_3 Schläfenwindungen. A Gyrus angularis. O_1 Erste Hinterhauptwindung. Q Temporale Querwindung. H Hörstrahlung.

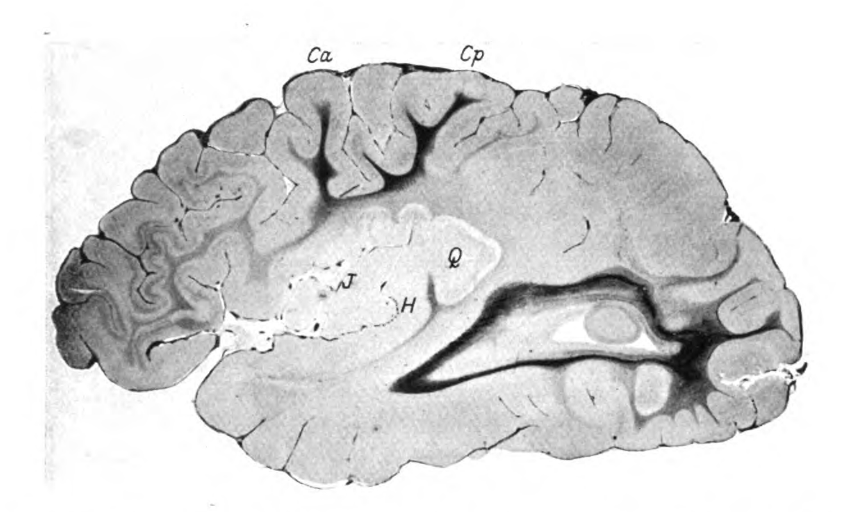


Abb. 40. Die Sehmarklamelle erhält von unten her zahlreiche Digitationen und entwickelt oralwärts das temporale Knie. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Q Temporale Querwindung. H Hörstrahlung. J Insel.

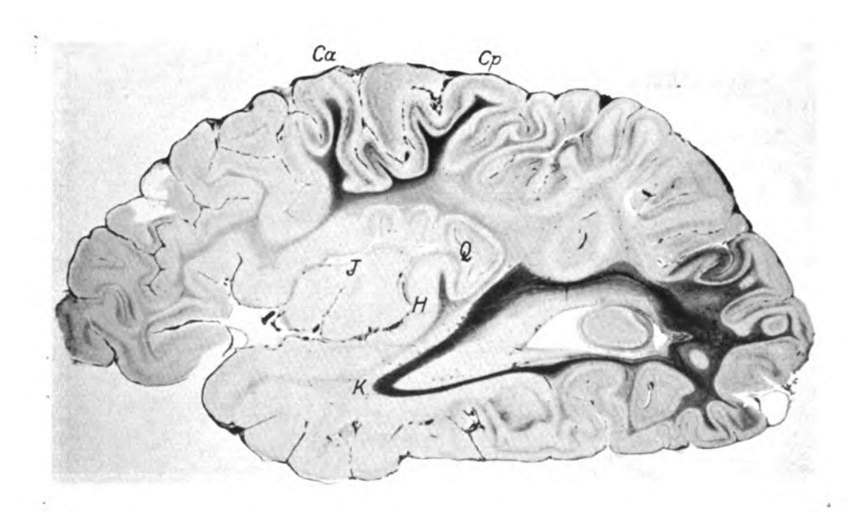


Abb. 41. Der Stielfächer der Sehstrahlung in seinem dorsalen Teil wird sichtbar. Das temporale Knie (K) erstreckt sich zunehmend weiter oralwärts. Entsprechend der Tatsache, daß die Sehstrahlung mit ihrem Stiel aus dem äußeren Kniehöcker und die Hörstrahlung mit ihrem Stiel aus dem inneren Kniehöcker entspringt, nähern sich mit dem Heranrücken dieser beiden subcorticalen Zentren Sehstrahlung und Hörstrahlung mehr und mehr: Die Hörstrahlung senkt sich auf die Sehmarklamelle herab. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Q Temporale Querwindung. H Hörstrahlung. J Insel.

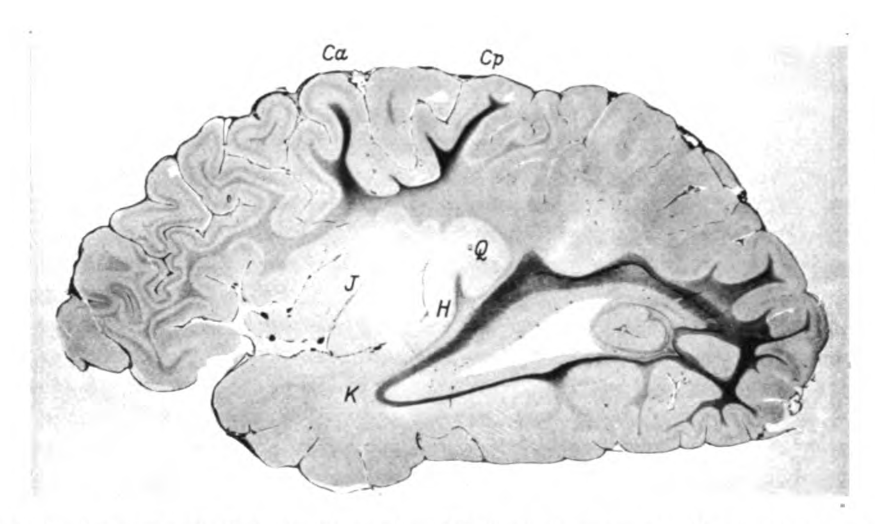


Abb. 42. Das temporale Knie der Sehstrahlung (K) klassisch ausgeprägt. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle verläuft relativ unabhängig in Fasermassen anderer Dignität durch den Markraum des Cuneus. Q Temporale Querwindung. H Hörstrahlung. J Insel. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung.

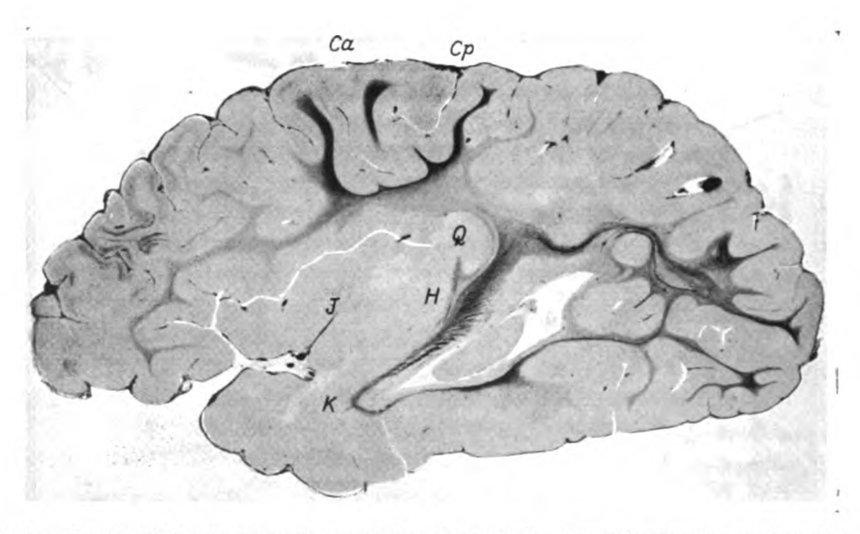


Abb. 43. Der Stielfächer ist klassisch ausgeprägt. Im dorsalen Abschnitt desselben weicht fontäneartig Sehstrahlung (caudalwärts) und Taststrahlung (oralwärts) auseinander. Q Temporale Querwindung. Die Hörstrahlung (H) liegt der Sehmarklamelle dicht auf. Das temporale Knie (K) der Sehstrahlung erreicht seine größte Ausdehnung und umgreift das Unterhorn oralwärts (ventraler Saum der Sehmarklamelle). Der dorsale Saum der Sehmarklamelle tritt über das „obere Joch" in den Markraum des Cuneus ein und durchzieht ihn schräg von vorn oben nach hinten unten. In der Tiefe der Fossa calcarina im vorderen Drittel der Fissura calcarina eine dieselbe überbrückende Querwindung (Gyrus cuneo-lingualis). Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. J Insel.

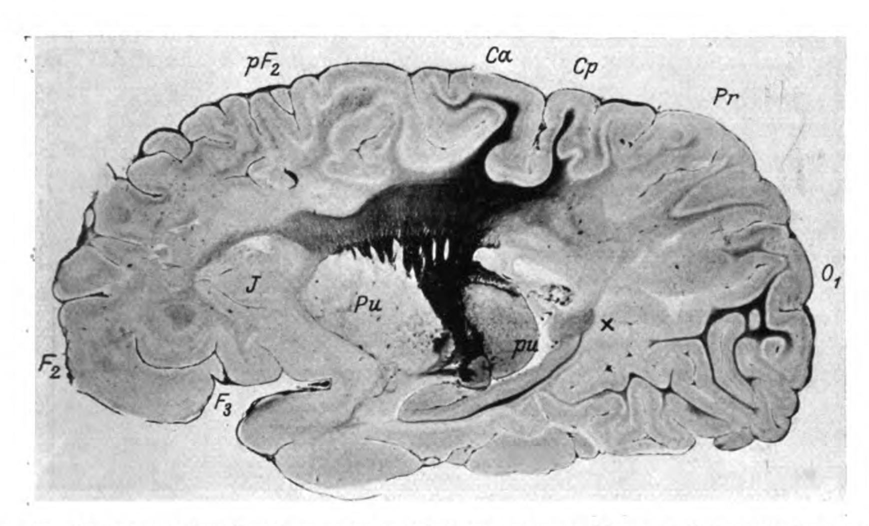


Abb. 44. Die Sehmarklamelle ist nunmehr erschöpft bis auf einen kleinen Teil ihres Stieles aus dem äußeren Kniehöcker für den dorsalen Saum. Der äußere Kniehöcker sitzt dem Thalamus ventral an. Das sog. Wernickesche Feld ist dem äußeren Kniehöcker als Faserkappe zipfelmützenförmig aufgestülpt und führt unter anderem auch die Fasern für den dorsalen Saum der Sehmarklamelle nach oben. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Pr Praecuneus. O_1 Erste Occipitalwindung. F_2 F_3 Zweite und dritte Stirnwindung. pF_2 Fuß der zweiten Stirnwindung. J Insel. Pu Putamen des Linsenkerns. pu Pulvinar. Vor × Splenium mit in der Markreife stehendem Sehbalken.

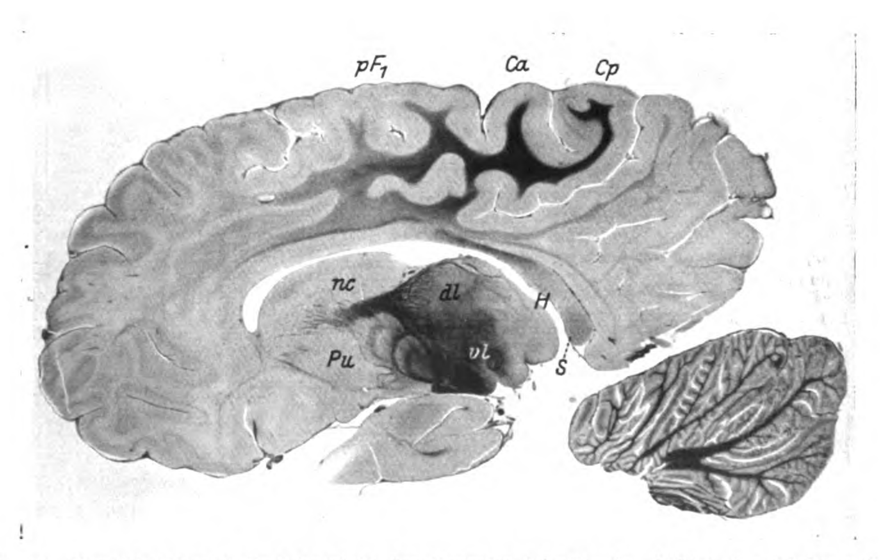


Abb. 45. Der Schnitt zeigt die Schräglage der gesamten Schnittserie. Infolge des stärkeren Zugekehrtseins des linken Bildrandes wird caudal die Fissura calcarina schon nicht mehr getroffen. Im Balken tritt gut geschwärzt die Balkenfaserung der Zentralregion hervor. Den Riesenanteil des oral davon gelegenen Balkenabschnittes nimmt das Stirnhirn für sich in Anspruch. Sehr klein erscheint im Vergleich dazu der Balken für Scheitel-, Schläfen- und Hinterhaupthirn. Hörbalken (H) und Sehbalken (S) im Beginn der Bildung. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. pF_1 Fuß der ersten Stirnwindung. Pu Putamen des Linsenkerns. dl und vl dorsolateraler und ventrolateraler Thalamuskern. nc Nucleus caudatus.

Umbiegens der Fasern im temporalen Knie nach dem Stiel aus dem äußeren Kniehöcker zu als ventraler Saum der Sehmarklamelle zu erkennen. Im occipitalen Markraum ist ein Gyrus cuneolingualis posterior vorhanden. Noch ein wenig weiter medianwärts (Abb. 43) ist der Stielfächer völlig ausgeprägt, die Hörstrahlung liegt nunmehr der Sehmarklamelle dicht auf. Das temporale Knie erreicht seine größte Ausdehnung, indem es das Unterhorn des Seitenventrikels oralwärts umgreift (ventraler Saum der Sehmarklamelle). Im dorsalen Teil des Stielfächers weicht fontäneartig Sehstrahlung (caudalwärts gerichtet) und Taststrahlung (oralwärts gerichtet) auseinander. Der Calcar

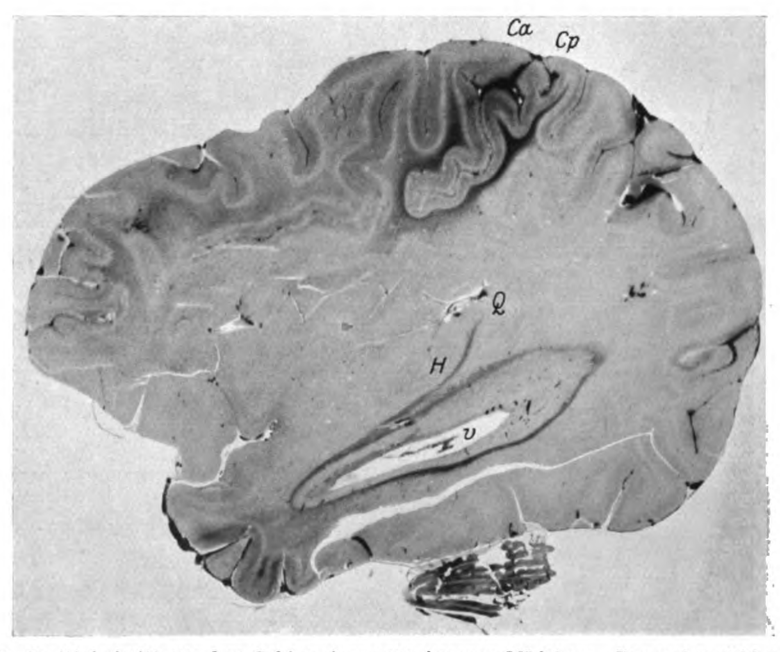


Abb. 46. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines neugeborenen Mädchens. Der rechte Bildrand muß dem Beschauer ein wenig angenähert werden, um den Schnitt in seine natürliche Lage zu bringen. Das Hohlkugelsegment der Sehmarklamelle ist in einer langgestreckten Ellipse ringförmig angeschnitten. Der Höhendurchmesser ist vorn entsprechend der straffen Auflage der Sehmarklamelle auf die laterale Zirkumferenz des Ventrikelunterhorns sehr gering und wird größer am Hinterrand der Insel, wo im Markraum wesentlich mehr Platz ist. Ca Vordere, Cp hintere Zentralwindung. Q Querwindung. H Hörstrahlung. v Ventrikel.

avis steht unmittelbar vor dem Zusammenfluß mit dem caudalen Abschnitt der Fissura calcarina und ist von ihr noch durch eine Brückenwindung auf dem Grunde der Fossa calcarina (Gyrus cuneo-lingualis anterior) getrennt. Oberhalb des Calcar avis wird eine besonders tiefe Einstülpung der Fissura parieto-occipitalis von der Medianseite des Gehirns her mit einer Kuppe von Rindengrau sichtbar. Zwischen eben dieser Kuppe und dem Calcar avis liegt das von mir so benannte untere Joch, weil diese Stelle, vom Markraum aus betrachtet, einer Einsenkung des in den Markkörper vorgetriebenen Rindengraues der Fissura parieto-occipitalis entspricht. Eine besondere Markierung dieser Stelle erschien zweckmäßig, weil in der Mehrzahl der Fälle sich der dorsale Saum der Sehmarklamelle in dieses untere Joch der in den Markkörper

vorspringenden und von der Fissura parieto-occipitalis herrührenden Leiste von Rindengrau einlegt. Im vorliegenden Falle liegen die Verhältnisse aber ausnahmsweise anders. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle tritt über das obere Joch in den Markraum des Cuneus ein und durchzieht ihn schräg von vorn oben und der Schnittlage entsprechend außen nach hinten — unten — innen.

Waren die Sagittalschnitte aus dem Gehirn des 9 Wochen alten Knaben in ihrer Schnittrichtung nach hinten innen abgedreht, so ist es der Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines neugeborenen Mädchens (Abb. 46) in entgegengesetzter Richtung nach innen vorn, so daß der rechte Bildrand dem Beschauer ein wenig genähert werden muß, um den Schnitt in seine natürliche Lage zu bringen. Das Hohlkugelsegment der Sehmarklamelle ist in einer langgestreckten Ellipse ringförmig angeschnitten. Der Höhendurchmesser ist vorn entsprechend der straffen Auflage der Sehmarklamelle auf die laterale Zirkumferenz des Ventrikelunterhorns sehr gering und wird größer am Hinterrand der Insel, wo im Markraum wesentlich mehr Platz ist. Abb. 47 zeigt einen Horizontalschnitt aus der anderen (rechten) Hemisphäre des Gehirns desselben neugeborenen Mädchens wie in Abb. 46 und soll die elastische Nachgiebigkeit der Sehmarklamelle gegenüber Einstülpungen vom Rindengrau in den Markkörper durch Furchen von der Konvexität des Gehirns her zeigen. Es ist möglich, daß die Ursache für dieses Verhalten, welches mit Eigenschaften einer elastischen Membran vergleichbar ist, in einer besonderen Struktur der Gerüstsubstanz für einzelne Faserschichten gelegen ist. Jedenfalls fand ich, trotz stellenweiser förmlicher Verbeulung der Sehmarklamelle durch von der Konvexität her vorgetriebene Furchen, niemals eine Perforation in dem Sinne, daß die Sehmarklamelle aufgespalten gewesen wäre und eine Windungskuppe so durchgeschaut hätte wie ein Knopf durch das Knopfloch. Im Sagittalschnitt tauchen innerhalb der ringförmig angeschnittenen Sehmarklamelle Windungen nur von der Medianseite des Gehirns auf. Es bedarf wohl kaum des Hinweises, daß der Vergleich der Sehmarklamelle mit einer elastischen Membran nicht dazu verleiten soll, damit die Eigenschaft der Undurchdringlichkeit verbunden zu denken.

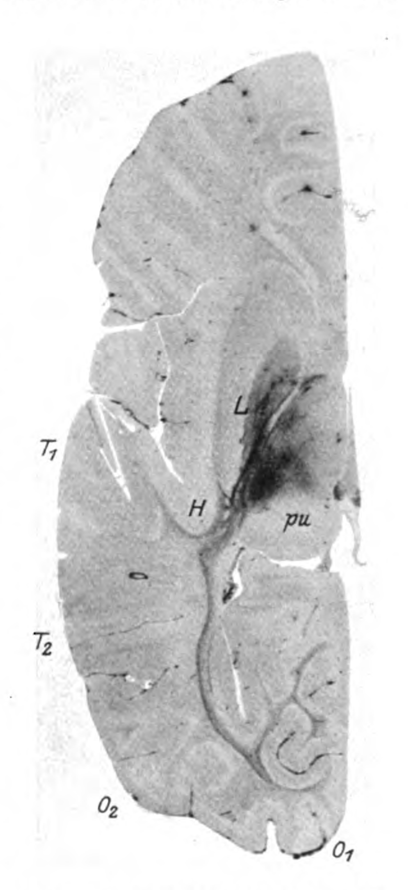


Abb. 47. Horizontalschnitt aus der anderen Hemisphäre desselben Gehirns wie in Abb. 46. Eindellung der Sehmarklamelle von der Seite her durch das vorgeschobene Rindengrau einer Hirnfurche (Sulcus temporalis superior) der Konvexität. T_1 T_2 Erste und zweite Schläfenwindung. O_1 O_2 Erste u. zweite Hinterhauptwindung. L Linsenkern. H Hörstrahlung. pu Pulvinar.

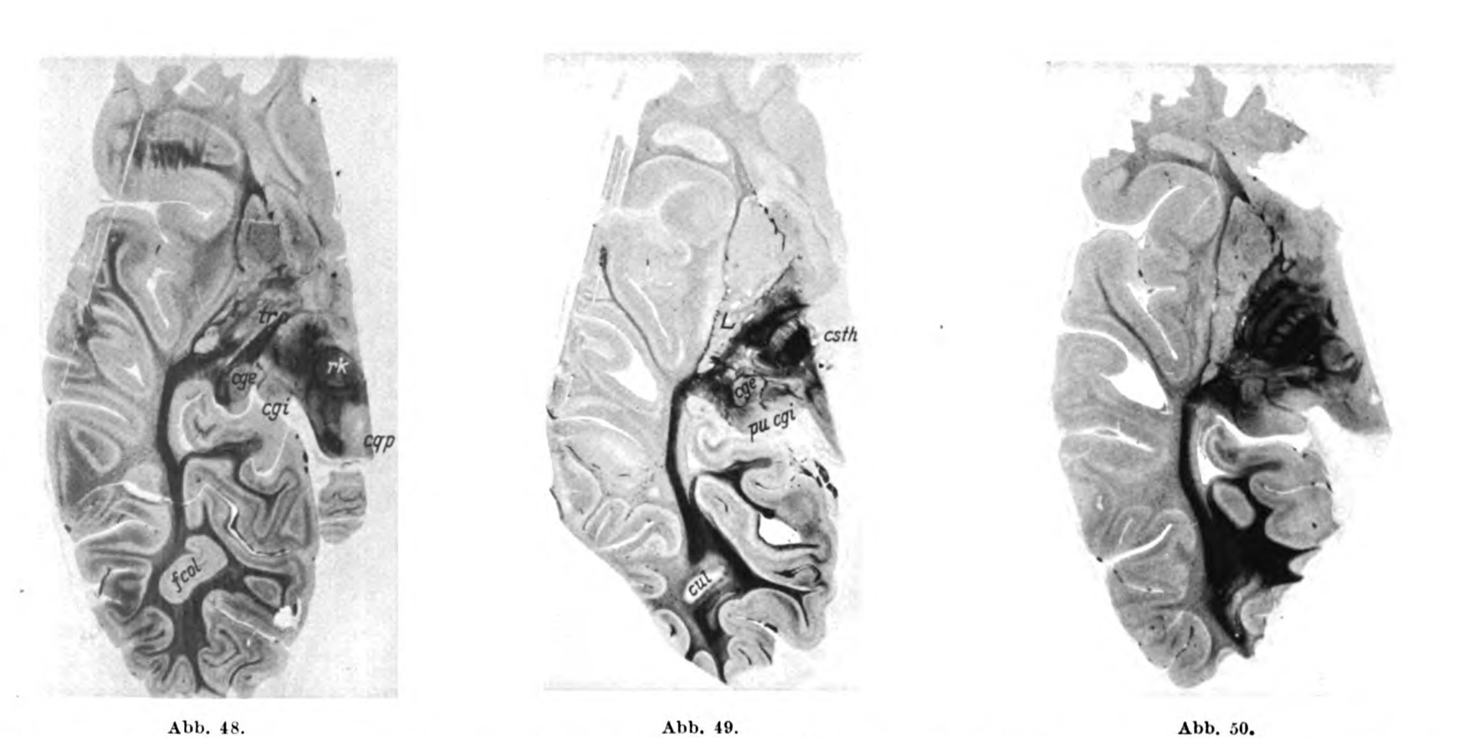


Abb. 48. Abb. 49. Abb. 50.

Abb. 48—50. Horizontalschnitte aus der linken Hemisphäre eines 3 Monate alten Kindes. Die Schnittebenen liegen zunehmend höher. Große napfförmige Impression (Impressio lanciformis) an der Basis der Sehmarklamelle im temporo-occipitalen Markraum, erzeugt durch den höchsten Punkt (Culmen) des in den Markkörper von der Basis des Gehirns aus vorgetriebenen Rindengraues der Fissura collateralis.

Abb. 48. Schnitt durch Tractus opticus (tro), äußeren und inneren Kniehöcker (cge und cgi), hinteren Vierhügel (cqp) und roten Kern (rk). Sehmarklamelle auf dem horizontalen Längsschnitt, anscheinend durch das von der Basis des Hinterhauptlappens aufsteigende Culmen der Fissura collateralis (fcol) unterbrochen.

Abb. 49. Schnitt durch die Basis des Linsenkerns (L), Luysschen Körper = Corpus subthalamicum (csth), äußeren und inneren Kniehöcker (cge und cgi), Pulvinar (pu). Die höchste Erhebung (cul) der Fissura collateralis beginnt unter einer von der Sehmarklamelle gebildeten Faserkappe zu verschwinden.

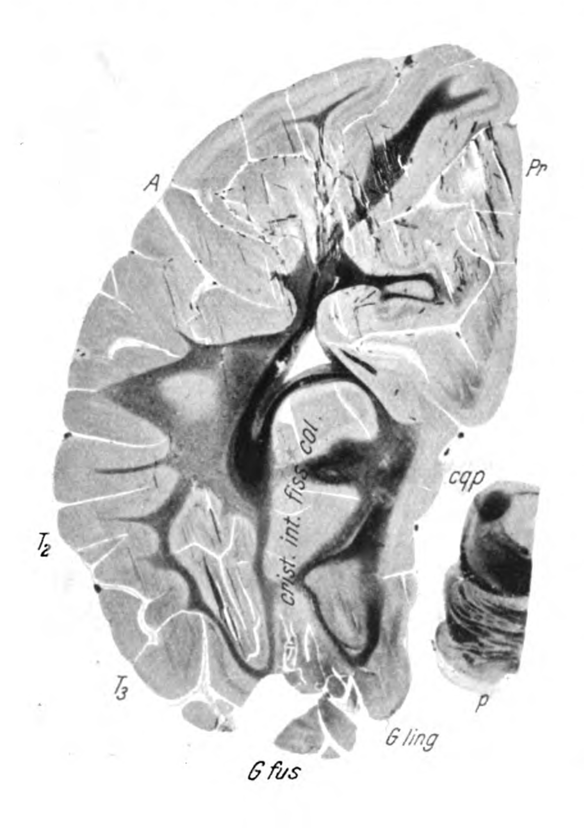
Abb. 50. Das Culmen vom Rindengrau der Fissura collateralis ist unter der von der Sehmarklamelle gebildeten Faserkappe völlig verschwunden.

Gerade die myelogenetische Untersuchungsmethode zeigt einen Aufbau der sogenannten Strata sagittalia des Schläfenlappens recht klar in dem Sinne, daß ein lebhafter Faseraustausch von außen nach der Sehmarklamelle innen angelagerten Faserschichten erfolgt, insbesondere sind es Balkenfasern, die von der Konvexität des Gehirns kommen, die Sehmarklamelle quer durchsetzen und so nach der Ventrikeltapete als einer ausgesprochenen Balkenschicht gelangen (Abb. 61). Der Hörbalken (Abb. 71) aus der temporalen Querwindung des Schläfenlappens nimmt z. B. so seinen Verlauf. Die größte Impression aber erhält die Sehmarklamelle an der Basis des Hinterhauptlappens durch die von dorther aufsteigende Fissura collateralis. Es gehört zum Begriff der Hirnfissur, daß sie sich bis in den Ventrikel vorbuchten muß. Es entsteht auf diese Weise die Eminentia collateralis, aber merkwürdigerweise ist diese den Boden des Hinterhorns deformierende Kuppe der Fissura collateralis für die Formgestaltung der Sehmarklamelle nicht so entscheidend als eine regelmäßig caudalwärts gelegene tiefere Bucht der parallel zur Medianlinie des Gehirns verlaufenden Fissura collateralis. Als mächtige Kuppe ragt diese Einstülpung von Rindengrau in den hier schon konisch geformten Markraum des Occipitalhirns hinein und engt ihn erheblich ein. Der Kulminationspunkt der Kuppe liegt mit der Fissura calcarina in gleicher Höhe und läßt zwischen sich und ihr einen tiefen spaltförmigen Markraum frei. In diesen hinein muß sich der ventrale Saum der Sehmarklamelle senken, um die Unterlippe der Fissura calcarina (Gyrus lingualis) mit Fasern auszustatten. Horizontalschnitte aus der linken Hemisphäre eines 3 Monate alten Kindes (Abb. 48—50), deren Schnittebene zunehmend höher rückt, zeigen die so entstehende große napfförmige Impression (Impressio lanciformis) an der Basis der Sehmarklamelle. In Abb. 48 wird die Sehmarklamelle auf dem horizontalen Längsschnitt anscheinend durch das von der Basis des Hinterhauptlappens aufsteigende Culmen der Fissura collateralis unterbrochen. In Abb. 49 beginnt die höchste Erhebung (Culmen) der Fissura collateralis unter einer von der Sehmarklamelle gebildeten Faserkappe zu verschwinden. In Abb. 50 überdeckt die Faserkappe der Sehmarklamelle das Culmen vom Rindengrau der Fissura collateralis völlig. Die napfförmige Impression zeigt mancherlei Gestaltvarietäten. Bald ist sie mehr langgestreckt wie ein umgestürztes ovales Waschbecken, bald kreisrund und schüsselförmig,



Abb. 51. Laterales Segment eines Horizontalschnittes aus dem Gehirn eines $2^1/_2$ Mon. alten Kindes. Mangels einer ausgesprochenen Duplikatur Verlauf des ventralen Saumes der Sehmarklamelle im wesentlichen am medialen Abhang des durch die Fissura collateralis von der Basis des Hinterhauptlappens aus entstandenen Vorwölbung von Rindengrau in den Markkörper hinein. Fiss. col. Fissura collateralis.

bald auch nur die Hälfte einer Schüsselform darstellend wie in Abb. 51, wo der dorsale Saum der Sehmarklamelle sich von vornherein in jenen Spalt hineindrängt, den die Fissura collateralis zwischen sich und der Facies interna der Medianseite des Gehirns im Markraum entstehen läßt. Indes ist diese Form selten. Häufiger sieht man Anteile der Sehstrahlung am lateralen Abhang des vorgetriebenen Rindengraus der Fissura collateralis dahinziehen. Als ob die Sehmarklamelle ehemals von teigiger Beschaffenheit gewesen und auf das Culmen der Fissura collateralis aufgesetzt worden wäre, hängt dann ein Abschnitt der Sehmarklamelle in einer Duplikatur seitwärts herab, bald in wohlgerundeter



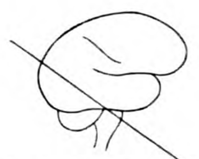
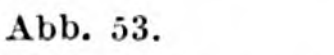


Abb. 52. Basale Duplikatur der Sehmarklamelle in einem schräg von hinten oben nach vorn unten abfallenden Frontalschnitt aus dem Gehirn eines $5^1/_2$ Monate alten Kindes. Schnittebene etwa 30 Grad zur Horizontalen geneigt, zwischen Kleinhirn und Balkensplenium hindurchgehend und hinteren Vierhügel (cqp) und die Brücke (p) schneidend. Die basale Duplikatur der Sehmarklamelle hängt lateral schwer von der Kuppe der von der Basis des Gehirns aus in den Markkörper vorgetriebenen Fissura collateralis herab (crist. int. fiss. col.). Die Hauptmasse der Fasern liegt im Gegensatz zu weiter oralwärts gelegenen Schnitten im ventralen Teil dieser Schluppe. Man beachte, daß sich ventral und ventrolateral noch Fasern anderer Dignität anlegen, die auch sagittal verlaufen. T_2 T_3 zweite und dritte Schläfenwindung. A Gyrus angularis. Pr Praecuneus. G fus Gyrus fusiformis. G ling Gyrus lingualis. crist. int. fiss. col. Crista interna des Rindengraues der Fissura collateralis.

Schluppe, wie das der schräg von hinten oben nach vorn unten abfallende Frontalschnitt aus dem Gehirn eines $5^1/_2$ Monate alten Kindes in Abb. 52 zeigt, bald eingeengt und zu einer Quetschfalte gepreßt wie in den Horizontalschnitten aus dem Gehirn des eine Woche alten Kindes in Abb. 53 und 54, wo die basale Duplikatur im ventralsten Abschnitt eine Kielbildung zeigt. In oberhalb des Einstülpungsbereiches der Fissura collateralis gelegenen Schnittebenen wird die Sehmarklamelle dann wieder einfach im horizontalen Längsschnitt angetroffen, wie dies Abb. 55 zeigt. Die Sehmarklamelle enthält in dieser Höhenlage die Mehrzahl der Fasern im Längsschnitt oder doch in sehr langen Stutzen getroffen. Die Faserrichtung weist sinnenfällig auf einen an der Medianseite des Hinterhauptlappens gelegenen Endausbreitungsbezirk hin. Nicht eine



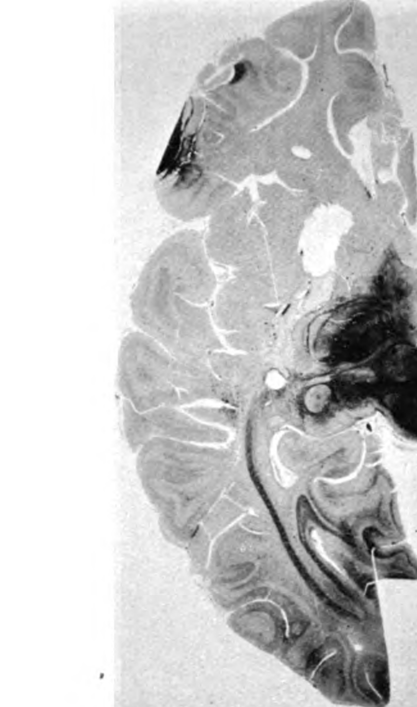


Abb. 53.

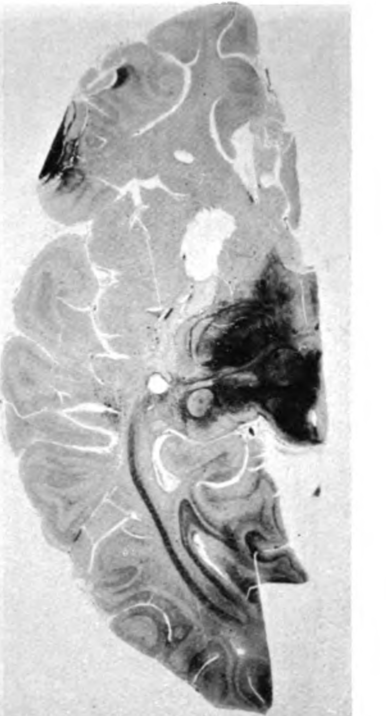
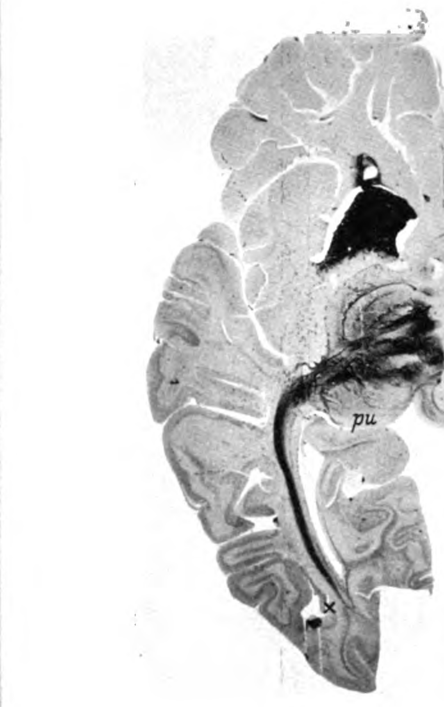


Abb. 54.



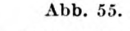


Abb. 55.

Abb. 53—55. Basale Duplikatur der Sehmarklamelle in Horizontalschnitten aus dem Gehirn eines 1 Woche alten Kindes. Oben Stirn, unten Hinterhaupt. Die Schnittebenen liegen zunehmend höher.

Abb. 53. Kielbildung (Quetschfalte) der basalen Duplikatur der Sehmarklamelle im temporooccipitalen Markraum lateralwärts und entlang der sich von der Basis des Gehirns aus in den Markkörper einstülpenden Fissura collateralis (fcol). L Basis des Linsenkerns. rk roter Kern. cge und cgi äußerer und innerer Kniehöcker. pu Pulvinar.

Abb. 54. Basale Duplikatur der Sehmarklamelle in voller Ausprägung.

Abb. 55. Einfache Sehmarklamelle in höher gelegener Schnittebene. Bei × „Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum": Plötzliche starke Faserabnahme infolge der horizontalen Auffächerung der Sehstrahlung. pu Pulvinar mit deutlichem Pulvinarstiel der Sehstrahlung, von dem aber keineswegs sicher ist, ob er nicht aus dem darunter gelegenen äußeren Kniehöcker entspringt und den Sehhügel nur durchsetzt.

Faser verläuft, entgegen der Annahme v. Monakows, nach dem Gyrus angularis. Solche Präparate lassen, wie das schon Flechsig angegeben hat, gar keinen Zweifel darüber, in welcher Gegend des Gehirns man die corticale Sehsphäre zu suchen hat. Bei genauerem Hinsehen ist die laterale Abgrenzung der Sehmarklamelle im oralen Abschnitt haarscharf, medial ist ihr eine zweite Faserschicht angelagert, von der sie sich weniger scharf abhebt. Im caudalsten Abschnitte bildet die Sehmarklamelle nicht mehr die äußerste Schicht, sondern liegt eingebettet in anders geartete Marksubstanz. Wir dürfen den Fasern in dem unmittelbar benachbarten Markraum deshalb eine andere Dignität zusprechen, weil das Faserkaliber sehr viel feiner und die Tinktionsfähigkeit

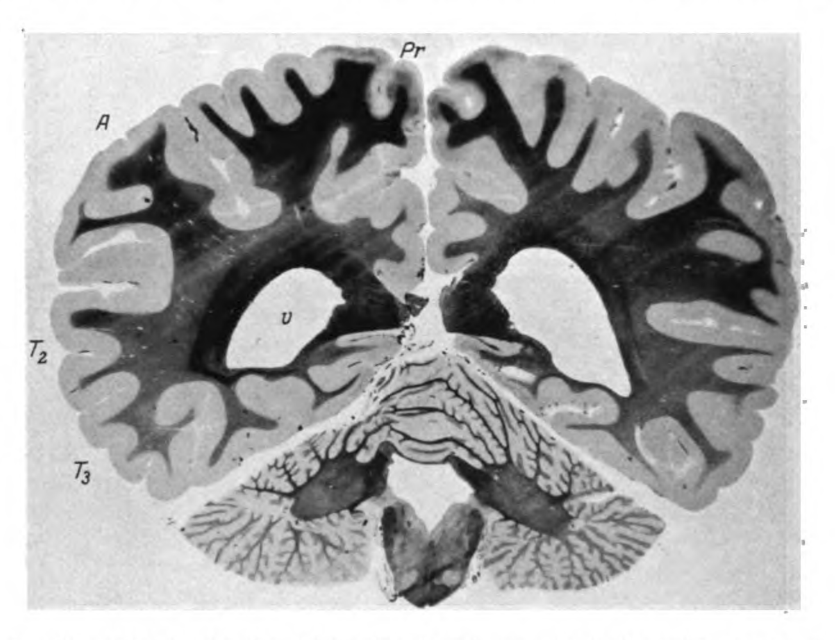


Abb. 56. Bifrontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen. Linke Hemisphäre intakt. Rechts Occipital- und Kleinhirnherd. In der linken Hemisphäre die Strata sagittalia in typischer Färbung nach Weigert-Pal. Das Stratum sagittale externum dunkel, das Stratum sagittale internum hell imbibiert, das Tapetum ganz dicht und tief dunkel gefärbt. T_2 T_3 Zweite und dritte Schläfenwindung. A Gyrus angularis. Pr Praecuneus. v Ventrikel.

ständig eine andere ist. Um hier klar zu sehen, müssen die sogenannten Strata sagittalia ganz allgemein einmal diskutiert werden.

Am frischen Gehirn des Erwachsenen sieht man auf dem Horizontalschnitt eine 3—4 mm dicke Bahn, aus der inneren Kapsel entspringend, am Ventrikel entlang nach dem Hinterhauptlappen ziehen. Es ist dies der Querschnitt einer sagittal gestellten Faserschicht, die schon Gratiolet bekannt war und die wir als Gratioletsche Strahlung bezeichnen. Von anderen Forschern ist vielfach die Bezeichnung Gratioletsche „Seh"strahlung protegiert worden. Zu Unrecht. Die Entdeckung des Verlaufs der Sehstrahlung ist eine Errungenschaft der letzten 40 Jahre und ausschließlich der mikroskopischen Technik zu verdanken. Den Manen Gratiolets kann man auch durch die Bezeichnung „Gratioletsche Strahlung" gerecht werden mit dem Vorteil, die moderne

Terminologie dadurch zu vereinheitlichen. Gratiolet hat diese Faserschicht am frischen Gehirn gesehen und die Verlaufsrichtung der Fasern am alkoholgehärteten Präparat durch Abfaserung festgestellt. In der Neuzeit bestätigte der mikroskopische Befund das Vorhandensein dieser Markfaserschicht und erwies gleichzeitig ihre Zusammengesetztheit aus mehreren übereinander geschichteten Markblättern. Sachs prägte dafür den Ausdruck Strata sagittalia und unterschied von außen nach innen das Stratum sagittale externum, das Stratum sagittale internum und das Stratum sagittale mediale (Tapetum), die letztere Schicht wegen der dichten Auflagerung auf die Ventrikelwand auch Ventrikeltapete genannt. Es existieren zahlreiche Kontroverse darüber, in welcher Schicht die Sehstrahlung verlaufe. Flechsig hat von vornherein das Stratum sagittale externum dafür in Anspruch genommen, v. Monakow das Stratum sagittale internum. Komplizierend kam hinzu, daß Burdach für die ventrale Etage der Gratioletschen Strahlung die Bezeichnung Fasciculus longitudinalis inferior eingeführt hatte. Wernicke und seine Schule suchten und fanden dieses System, welches Burdach aus Abfaserungspräparaten erschlossen hatte, auch im mikroskopischen Hirnschnitt und sprachen es als ein langes Assoziationssystem zwischen Hinterhauptpol und Schläfenlappen an. Edinger hat dann diese Auffassung durch die Verbreitung seines Schemas von den langen Assoziationssystemen im Gehirn bis in die Neuzeit hinein sehr befestigt. Da der Fasciculus longitudinalis inferior, der übrigens einigen Forschern recht weit nach oben zu reichen schien, so daß sie ihm einen Fasciculus longitudinalis superior aufsetzen zu müssen glaubten, für ein langes Assoziationssystem gehalten wurde, und dieser Fasciculus longitudinalis inferior doch identisch mit dem Stratum sagittale externum war, so war schon theoretisch die Sehstrahlung dort nicht unterzubringen. Es blieb für sie per exclusionem nur das Stratum sagittale internum übrig, eine Auffassung, die vor allem v. Monakow durch die Identifizierung der Bezeichnung Radiatio optica mit Stratum sagittale internum Jahrzehnte hindurch aufrecht erhalten hat. Je mehr aber nun durch hirnpathologische

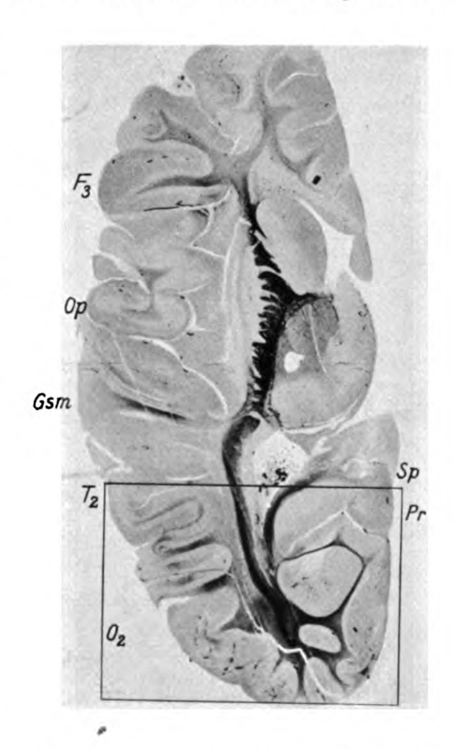


Abb. 57. Horizontalschnitt aus der linken Hemisphäre des Gehirns eines 4 Monate alten Kindes. Die Sehstrahlung verläuft oral ausschließlich im Stratum sagittale externum. Die Sehmarklamelle ist aber mit dem Stratum sagittale externum nicht durchaus identisch. Namentlich in caudalen Abschnitten des Gehirns liegt die Sehmarklamelle innerhalb der Sagittalstraten regelmäßig medial abgedrängt mitten drin in einem Block von Fasern anderer Dignität. F_3 dritte Stirnwindung. Op Operculum. Gsm Gyrus supramarginalis. T_2 zweite Schläfenwindung. O_2 zweite Hinterhauptwindung. Pr Praecuneus. Sp Splenium.

Befunde der Fasciculus longitudinalis inferior seines Charakters als eines langen Assoziationssystems entkleidet wurde, desto mehr wuchs rein theoretisch die Möglichkeit der Unterbringung der Sehstrahlung im Stratum sagittale externum. Flechsig hat von vornherein, und das schon im Jahre 1896 (Neurol. Zentralbl.), den Fasciculus longitudinalis inferior als Projektionssystem bezeichnet, und zwar als Sehstrahlung. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wird auch durch die hier bereits demonstrierten Präparate sinnenfällig erwiesen. Gleichwohl liegen die Verhältnisse anatomisch nicht so einfach, daß man nunmehr das Stratum sagittale externum mit der Sehstrahlung identisch setzen dürfte. Auf gewissen myelogenetischen Entwicklungsstufen setzen sich die



Abb. 58. Ausschnitt aus Abb. 57 in stärkerer Vergrößerung.

einzelnen sagittal gestellten Markblätter äußerst scharf gegeneinander ab, aber auch nur an bestimmten Stellen. In oralen Abschnitten schieben sich die Schichten weniger durcheinander wie in caudalen. Das gilt vor allem von dem Stratum sagittale externum und internum. Nimmt man die Sehmarklamelle als Stratum sagittale externum, so besteht kein Zweifel, daß sich an dessen Außenfläche bisweilen noch eine anders geartete Faserschicht anbaut, deren Faserverlauf ebenfalls von vorn nach hinten gerichtet ist, so daß man dann ein Stratum sagittale extremum unterscheiden müßte. In Abb. 52 kann nicht zweifelhaft sein, welche Schicht der basalen Duplikatur Burdach mit seiner Abfaserungsmethode als Fasciculus longitudinalis inferior herauspräpariert hatte, ganz offenbar jene grobfaserige kompakte Faserschicht, die sich in unseren mikroskopischen Präparaten intensiv dunkel gefärbt hat. Wir sehen aber nun in dem

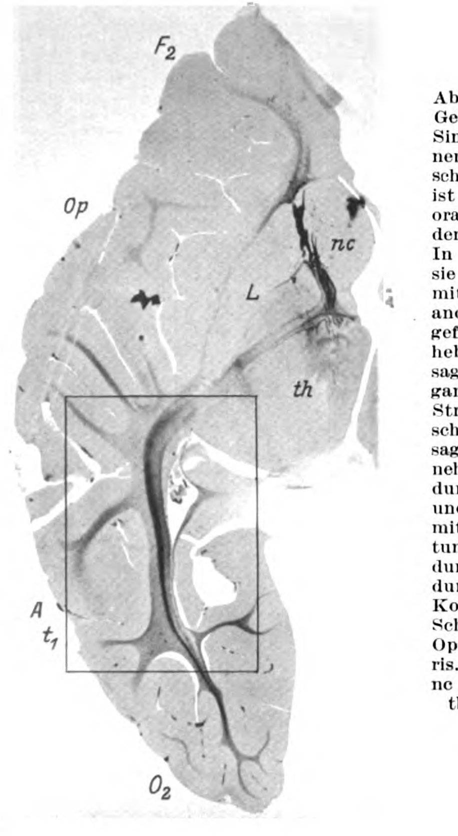


Abb. 59. Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines $3^1/_4$ Monate alten Kindes. Sinnenfälliges Hervortreten einzelner Schichten in der Gratioletschen Strahlung. Die Sehmarklamelle ist am dunkelsten gefärbt und in oralen Abschnitten identisch mit dem Stratum sagittale externum. In caudalen Abschnitten erscheint sie medial abgedrängt und zuletzt mitten drin in einer Faserschicht anderer Färbbarkeit. Das schwächer gefärbte Stratum sagittale internum hebt sich oral von dem Stratum sagittale externum und in seiner ganzen sagittalen Ausdehnung vom Stratum sagittale mediale (Tapetenschicht) scharf ab. Das Stratum sagittale internum schiebt caudal zunehmend mehr Fasern lateralwärts durch die Sehmarklamelle hindurch und bettet sie ganz ein. In einem mittleren Bezirk erscheint das Stratum sagittale internum auffallend dunkel schattiert. Es ist dies eine durch Balkenfasern, welche von der Konvexität her kommen, erzeugte Schraffur. F_2 zweite Stirnwindung. Op Operculum. A Gyrus angularis. O_2 zweite Hinterhauptwindung. nc Nucleus caudatus. L Linsenkern. th Thalamus opticus. t_1 Sulcus temporalis superior.

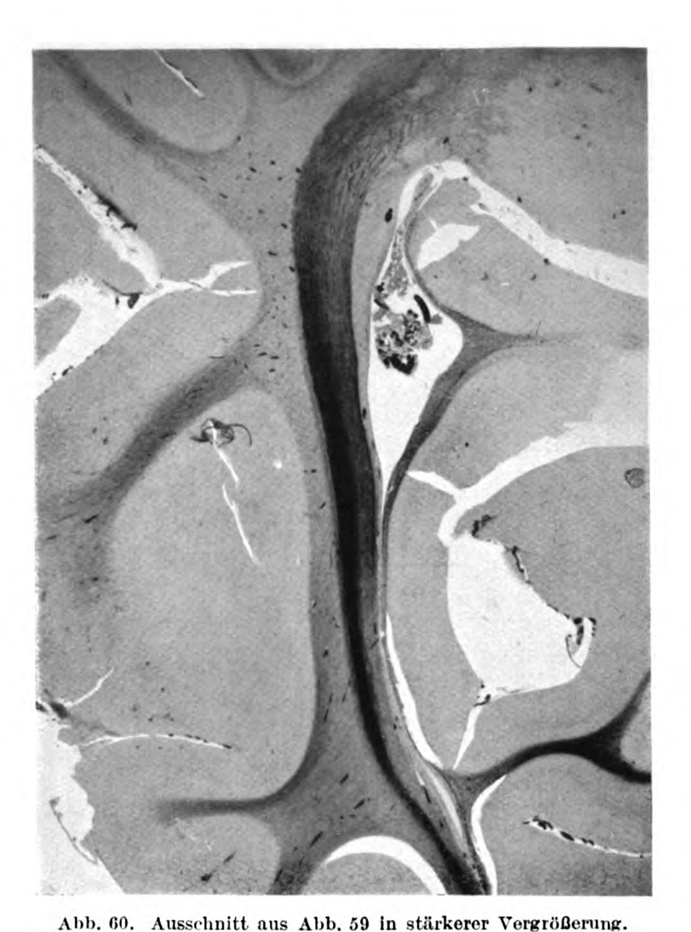


Abb. 60. Ausschnitt aus Abb. 59 in stärkerer Vergrößerung.

gleichen Präparat, daß sich ventral und ventrolateral davon noch weitere Fasermassen ansetzen, die auf kürzere oder längere Strecken die gleiche Verlaufsrichtung aufzeigen. Wenn man also schon einen Fasciculus longitudinalis inferior zugestehen wollte, müßte man auch einen Fasciculus longitudinalis infimus annehmen. Man ersieht aus alledem, daß der Schichtungstypus der Sagittalstraten nicht so einfach ist und sich mit der Bezeichnung Stratum sagittale externum, Stratum sagittale internum und Tapetum nicht exakt fassen läßt.

Dieselben Zweifel sind nun schon offenbar Flechsig aufgestiegen, als er die Bezeichnungen der beiden äußeren Schichten als primäre und sekundäre Sehstrahlung einführte. Die primäre Sehstrahlung Flechsigs deckt sich durchaus mit meiner Sehmarklamelle. Über die Zweckmäßigkeit der Benennung der Mittelschicht des gesamten sagittalen Lagers als sekundäre Sehstrahlung kann man heute geteilter Meinung sein, weil diese Schicht ganz sicher nicht nur motorisch-optische Bahnen mit dem Ursprung in der Regio calcarina enthält.

Ich demonstriere zunächst die komplizierten Verhältnisse der Sagittalstraten an einer Reihe von Präparaten. Abb. 56 zeigt einen Bifrontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen. Die linke Hemisphäre ist intakt. In der rechten Hemisphäre, die hier unberücksichtigt bleiben soll, befand sich im Kleinhirn und an der Medianseite des Occipitalhirns je ein Herd. Man sieht in der linken Hemisphäre die Strata sagittalia in ihrer typisch distinkten Färbung nach Weigert-Pal: Das Stratum sagittale externum grobfaserig und dunkel tingiert, das Stratum sagittale internum feinkaliberig und hell imbibiert, das Tapetum ganz dicht und tief dunkel gefärbt. Abb. 57 zeigt einen Horizontalschnitt aus der linken Hemisphäre eines 4 Monate alten Kindes. Die Sehstrahlung verläuft oral ausschließlich im Stratum sagittale externum. Die Sehmarklamelle ist aber mit dem Stratum sagittale externum nicht durchaus identisch. In caudalen Abschnitten des Gehirns liegt die Sehmarklamelle innerhalb der Sagittalstraten regelmäßig medial abgedrängt und zuletzt mitten darin in einem Block von Fasern anderer Dignität.

Abb. 58 zeigt einen Ausschnitt aus Abb. 57 in stärkerer Vergrößerung. Analoge Verhältnisse zeigt der Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines $3^1/_4$ Monate alten Kindes. Die einzelnen Schichten in der Gratioletschen Strahlung treten sinnenfällig hervor und ganz dunkel gefärbt, grobfaserig, dicht: die Sehmarklamelle. Sie ist in oralen Abschnitten identisch mit dem Stratum sagittale externum. In caudalen Abschnitten ist sie es nicht mehr. Hier liegt sie medial abgedrängt inmitten einer Faserschicht anderer Färbbarkeit und daher wohl auch anderer Dignität. Das Stratum sagittale internum setzt sich oral scharf ab gegen das Stratum sagittale externum und in seinem gesamten sagittalen Verlauf ebenso scharf gegen das hier noch äußerst markarme Stratum sagittale mediale (Tapetum). Locker geschichtet, feinkaliberiger und schwächer gefärbt, schiebt es caudalwärts zunehmend mehr Fasermassen lateralwärts durch die Sehmarklamelle hindurch und bettet sie in caudalsten Abschnitten buchstäblich ein. Das wäre dann gar nicht mehr verwunderlich, wenn wir diesen aus dem Stratum sagittale internum hervorgehenden bzw. einmündenden

Fasern ein größeres Ursprungs- bzw. Endgebiet als die Regio calcarina in der Rinde zuweisen könnten. Außerdem legen sich aber auch noch kurze und längere Assoziationssysteme außen, also lateral an die Sehmarklamelle an und fügen so, wenn wir der Bezeichnung von Sachs noch weiter folgen wollten, im temporo-occipitalen Markraum bereits dem Stratum sagittale externum ein Stratum sagittale extremum hinzu. In einem mittleren Bezirk erscheint das Stratum sagittale internum auffallend dunkel schattiert. Es ist dies eine durch Balkenfasern, welche von der Konvexität herkommen, erzeugte Schraffur. Abb. 60 gibt einen Ausschnitt aus Abb. 59 in stärkerer Vergrößerung wieder.

Abb. 61 zeigt in einem vergrößerten Ausschnitt aus Abb. 60 den Verlauf von Balkenfasern, der sich hier unter der Gunst der Schnittrichtung aus Windungsgebieten des Gyrus angularis bis in die Tapetenschicht hinein verfolgen läßt. In breitem Strom ergießen sich die Balkenfasern auf die laterale Wand des Stratum sagittale externum, durchsetzen dasselbe und das Stratum sagittale internum in der Richtung von hinten außen nach vorn innen, um sich im Tapetum zu drehrunden Säulchen zu scharen, in denen sie dann zum Balkendach aufsteigen.



Abb. 61. Ausschnitt aus Abb. 60 in stärkerer Vergrößerung. Durchtritt von Balkenfasern (B) aus Rindengebieten des Gyrus angularis durch die äußeren Schichten der Sagittalstraten. Gh Gyrus hippocampi. 1 Stratum sagittale extremum (Pfeifer). 2 Stratum sagittale externum (Sachs), primäre Sehstrahlung (Flechsig). Sehmarklamelle (Pfeifer). 3 Stratum sagittale internum (Sachs), sekundäre Sehstrahlung (Flechsig), irrtümlich Radiatio optica propria nach v. Monakow. 4 u. 5 Tapetum. 4 Markreife, 5 markunreife Schicht desselben.

Wir glauben nun zu der Ausgangsvorstellung von Gratiolet und Burdach zurückzukehren, wenn wir von vornherein das älteste Projektionssystem dieses Hirnabschnittes, nämlich die Sehstrahlung in den Mittelpunkt der faseranatomischen Gliederung stellen und alle anderen Systeme zu ihm orientieren. Es kann kein Zweifel sein, daß sowohl Gratiolet als auch Burdach, ohne es zu wissen, tatsächlich auf dem Wege der Abfaserung ein Projektionssystem freilegten. Daß aber nun dieses Projektionssystem die Sehstrahlung ist, kann nur im mikroskopischen Präparat anatomisch erwiesen werden, und zwar durch

Aufdeckung des Ursprungs- und Endausbreitungsbezirkes dieser Fasern. Im myelogenetischen Präparat ist dieser Nachweis möglich. Die Fasern entspringen ganz überwiegend aus dem äußeren Kniehöcker und verlaufen nach dem mit der Area striata ausgestatteten Teil des Hinterhaupthirns. Es gibt in der Myelogenese Entwicklungsstadien, wo sich die Sehstrahlung überaus markant von der Umgebung abhebt bzw. das einzige markreife System im Schläfenlappen bildet (Abb. 62 u. 63). Im Verfolg der Myelogenese sieht man nun sehr bald neben der primären Sehstrahlung (Flechsig)

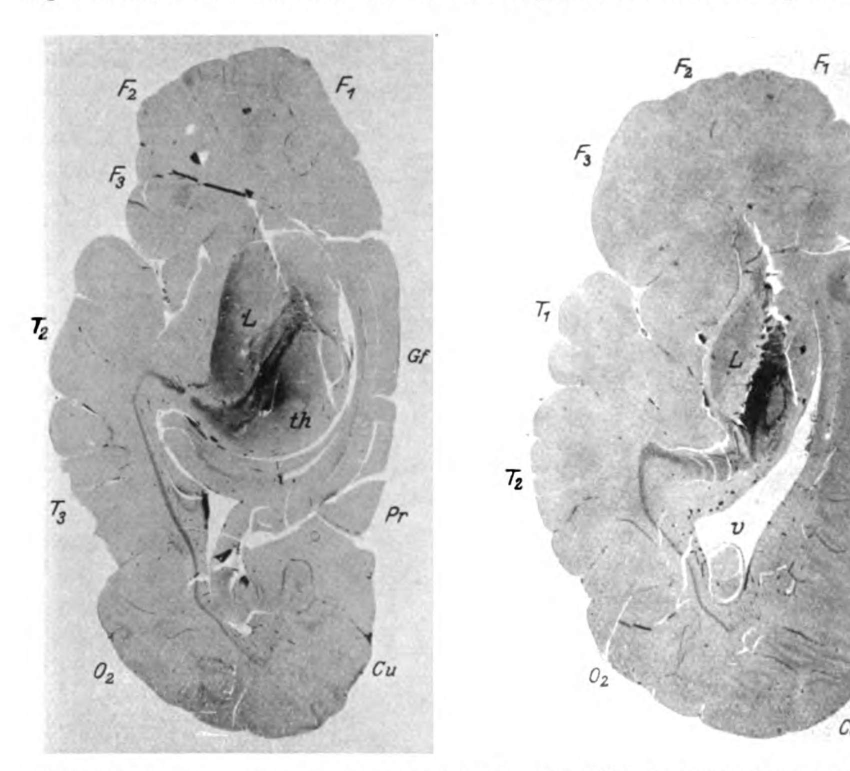


Abb. 62 und 63. Das temporale Knie der Sehstrahlung in seitlich abfallenden Horizontalschnitten aus dem Gehirn eines unreif geborenen 15 Tage alten Kindes. Die Schnittebene liegt zunehmend höher und ist zur Horizontalen so geneigt, daß der Medianrand um 45 Grad höher liegt als der Lateralrand des Präparates. F_1 F_2 F_3 Stirnwindungen. T_1 T_2 T_3 Schläfenwindungen. Pr Praecuneus. Cu Cuneus. O_2 zweite Hinterhauptwindung. L Linsenkern. th Thalamus opticus. Gf Gyrus fornicatus. v Ventrikel.

anders geartete Fasersysteme entstehen, die sich der Sehmarklamelle dicht anlegen und sich von ihr sehr lange Zeit durch feineres Kaliber und schwächere Tinktionsfähigkeit scharf abheben. Sie laufen auf großer Strecke der Sehstrahlung parallel und liegen ihr medial an, aber nicht ausschließlich. Im temporo-occipitalen und occipitalen Markraum schieben sich die Schichten durcheinander, wobei die später reifende Faserschicht den größeren Raum ausfüllt, so daß die Sehstrahlung wie in einen Paraffinblock darin eingebettet erscheint. Dieser Eindruck wird vervollständigt durch die Wahrnehmung, daß sich später entlang der lateralen Begrenzung der Sehmarklamelle solche Fasern anlegen und auf Sagittalschnitten

erkennbar wird, daß die Sehmarklamelle davon auch über- und unterschichtet ist (vgl. Abb. 79 u. 52). Kurzum, daß die Sehstrahlung durchaus im Stratum sagittale externum verlaufe, davon kann gar keine Rede sein, es sei denn, daß man die Sehstrahlung selbst als Stratum sagittale externum bezeichne. Aber auch die spätere Angabe v. Monakows, daß sich die Sehstrahlung sowohl über das Stratum sagittale externum als auch über das Stratum sagittale internum ausbreite, ist anatomisch nicht haltbar, weil sie der Vorstellung Raum gibt, die Sehstrahlung sei über beide Sagittallager ausgestreut, eine Anschauung, die sicher an Degenerationspräparaten alter Herde gewonnen worden ist, wo solche sekundär entstandene Auflockerungen von Systemen vorkommen. Im gesunden Gehirn liegt die Sehstrahlung in einer Marklamelle dicht gedrängt beieinander. Flechsig hat die Fasern, die sich später der Sehmarklamelle innen anlegen, als sekundäre Sehstrahlung bezeichnet in der Absicht, ihre Bedeutung als corticofugales System zu würdigen. Es ist Tatsache, daß ein großer Teil dieser Fasern aus dem mit der Area striata ausgestatteten Rindenteil entspringt. Aber wir wissen heute auch, daß die sekundäre Sehstrahlung aus einem größeren Gebiete als der corticalen Sehsphäre ihren Ursprung nimmt. Das Bild des Eingebettetseins der Sehmarklamelle in Fasermassen anderer Dignität entsteht im myelogenetischen Präparat vor allem dadurch, daß Fasern, die der Sehmarklamelle innen anliegen (Stratum sagittale internum), an der äußeren Konvexität des Hinterhauptlappens ihren Ursprung nehmen und sich durch die Sehmarklamelle sukzessiv hindurchdrängen müssen, um dann medial davon verlaufen zu können. Auch Thalamusfasern (Radiatio thalamica der älteren Autoren, Area densa des Strat. sag. int. nach Nießl von Mayendorf) und Hirnstammfasern (Türksches Bündel der älteren Autoren, Area grupposa des Strat. sag. int. nach Nießl von Mayendorf) zeigen diesen Verlauf, so daß das, was man als Stratum sagittale internum bezeichnet, eine ganze Systemkombination darstellt. Nur von einer Sorte enthält diese Schicht besonderer Tinktionsfähigkeit keine Fasern, nämlich von der Sehstrahlung. Nun hat aber v. Monakow gerade das Stratum sagittale internum mit der Radiatio optica identifiziert und als Sehstrahlung im engeren Sinne angesprochen. Auch dieser Irrtum ist heute begreiflich. Nach Munks Experimenten am Hund schien die Annahme begründet, daß sich die corticale Sehsphäre im wesentlichen über die Konvexität des Hinterhauptlappens ausbreite. Besonderes Interesse mußte also für die Erforschung der Sehstrahlung dieses Rindengebiet haben und in der Tat führt von hier aus der Weg nach dem sogenannten Stratum sagittale internum. Aber das war eine falsche Fährte! Nicht weniger kompliziert steht es mit dem Faserverlauf in dem Markblatt, welches sich außen an die Sehmarklamelle anlegt. Es handelt sich dabei zum Teil um kürzere und längere Assoziationssysteme, deren Verlaufsrichtung noch nicht einwandfrei feststeht, zum Teil um nur auf kurze Strecke angelagerte Fasern, die alsbald die Sehstrahlung nach innen durchqueren. Von der gleichen Art sind auch die Fasern, die die Sehmarklamelle ventral und ventrolateral unterschichten. Wenn nun behauptet werden sollte, daß in der Annahme eines Fasciculus longitudinalis inferior doch ein Körnchen Wahrheit stecke, so kann man dem nur entgegenhalten, daß diese Faserzüge dann jedenfalls nichts mit dem Fasciculus longitudinalis inferior Burdachs zu tun haben. Er konnte durch Abfaserung nur den Verlauf des grobfaserigen, im Schläfenlappen

langgestreckt verlaufenden Projektionssystems (basaler Anteil der Sehstrahlung) nachweisen. Man braucht ja nur einmal selbst mit der Pinzette einen solchen Abfaserungsversuch vorzunehmen, um sich über die Grenzen der Verwendbarkeit dieser Methode zu überzeugen. Ein Blick in die Literatur lehrt, daß der Ausdruck Fasciculus longitudinalis inferior ganz unklar und verschwommen gebraucht wird. Er ist jedenfalls entbehrlich. Für eine direkte Verbindung von corticaler Sinnessphäre zu corticaler Sinnessphäre ergibt die gesamte Myelogenese keine Anhaltspunkte.

Zum myelogenetischen Aufbau der der Sehstrahlung medial angelagerten Schicht, also dem Stratum sagittale internum nach Sachs oder der sekundären

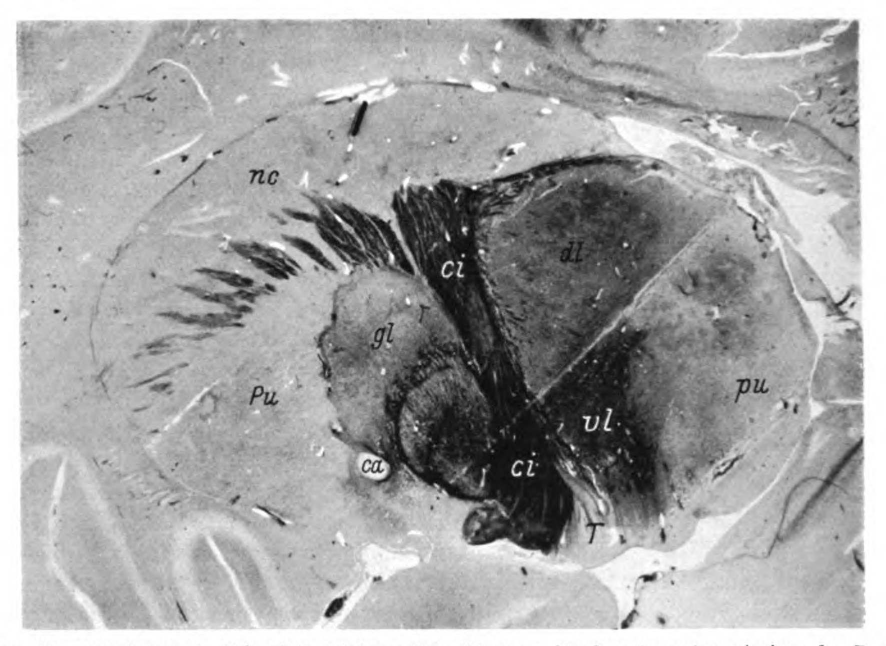


Abb. 64. Ausschnitt aus Abb. 89 in stärkerer Vergrößerung. Vordere Commissur (ca) an der Basis des Linsenkerns und Türksches Bündel (T) im hinteren unteren Teil der inneren Kapsel (ci) völlig markfrei. nc Nucleus caudatus. Pu Putamen des Linsenkerns. gl Globus pallidus. dl und vl dorsolateraler und ventrolateraler Thalamuskern. pu Pulvinar.

Sehstrahlung nach Flechsig, sei noch folgendes bemerkt. Auf dem Frontalschnitt betrachtet, wird zuerst die mittlere Etage markreif und bleibt es geraume Zeit isoliert. Flechsig sprach deshalb von einem Primärsystem seiner sekundären Sehstrahlung und bildete dieses in einem Schnitt aus dem Gehirn eines 8 Tage alten Kindes auch ab. Entsprechend der Neigung dieser inneren angelagerten Schicht zum lateralen Durchtritt durch die Sehstrahlung vermutete er einen Zusammenhang mit dem Gyrus subangularis. Im weiteren Verlauf der Myelogenese bekommt man zeitweilig Bilder zu Gesicht, die ganz an sekundäre Degeneration erinnern. Ihre Entstehung ist begreiflich. Es gibt spätreife Systeme, die der Myelinisation lange trotzen. Im dichten Fasergewirr ihrer Umgebung heben sie sich im Präparat als lichte Stelle ab. So auf dem Sagittalschnitt die vordere Commissur, welche als ein helles Oval ganz augenfällig hervortritt (Abb. 64), und sich auf zunehmend lateral gelegenen Schnitten

an der Basis des Linsenkerns entlang caudalwärts nach dessen hinteren unteren Ende zu bewegt, um dort, an der Grenze von äußerer und innerer Kapsel, mit anderen stärker gelichteten Regionen zu verschmelzen. In Abb. 65 ist der Verlauf der vorderen Commissur von der Medianebene bis in die äußere Kapsel auf dem Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen zu verfolgen. Sicher ist, daß sie an der Stelle, wo sie die äußere Kapsel erreicht, trennend zwischen Hörstrahlung und Sehstrahlung liegt. Von da an fehlt uns eine genaue Kenntnis ihres Weiterverlaufs. Eingestellt durch eine Literaturnotiz, nach welcher Popoff und Flechsig eine Totaldegeneration der Commissura anterior bei einem doppelseitigen Herd im Gyrus lingualis beobachtet hatten, hielt ich es nicht für ausgeschlossen, daß die vordere Commissur auf kürzere oder längere Strecke dem Verlauf der Sehstrahlung folgt. Ich habe deshalb die am myelogenetischen Präparat die im Stielfächer der Sehstrahlung auftretende markfreie Streifung als Einlagerung der vorderen Commissur angesprochen. Indes wird diese Streifung auch noch aus anderen Gründen verständlich. Im hinteren unteren Teil der inneren Kapsel gibt es spät markreifende Stammfasersysteme, deren Lichtung sich bis zum lateralen Austritt aus der inneren Kapsel verfolgen läßt. Man bezeichnet sie in der Regel als das Türksche Bündel (T in Abb. 64). Ich habe ganz den Eindruck gewonnen, daß Teile davon die Sehstrahlung durchbrechen und sich ihr innen anlegen, eine Auffassung, die mit der anderer Autoren übereinstimmt, welche im Stratum sagittale internum Teile des Türkschen Bündels verlaufend annehmen. Die Abb. 66 und 67 bilden ein Präparat ab, welches diese Ansicht stützt. Man sieht in der Gegend der Cauda des Linsenkerns strahlenförmig markfreie Streifen hervorbrechen, die die primäre Sehstrahlung durchsetzen und sich ihr innen anlegen. Das myelogenetische Präparat erweist sich hier nicht ganz eindeutig. Wahrscheinlich verhält es sich so, wie ich oben angab; dem Einwande aber, daß es sich möglicherweise auch um spätreife Systeme der Radiatio thalamica handeln könne, wüßte ich nicht ernstlich zu begegnen.

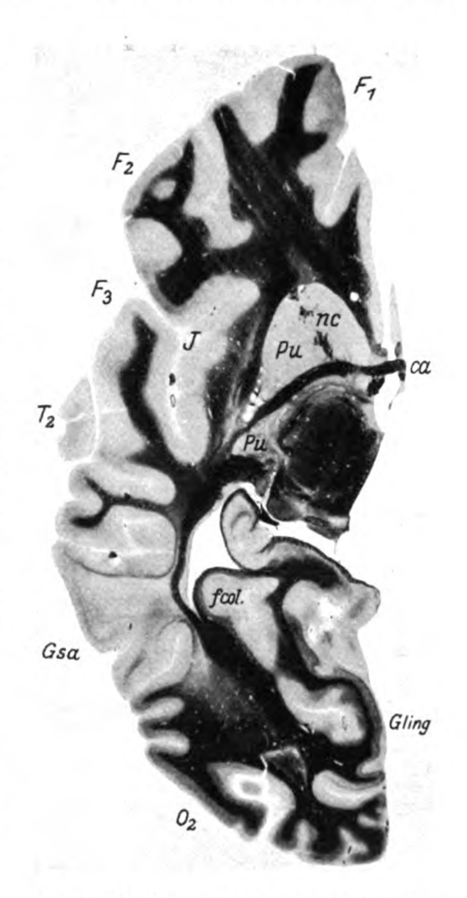


Abb. 65. Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen. Durch alle drei Stirnwindungen hindurch (F_1 F_2 F_3 die Insel (J), die zweite Schläfenwindung (T_2), den Gyrus subangularis (Gsa), die zweite Hinterhauptwindung (O_2) und die Zungenwindung (Gling). Man sieht die vordere Commissur (ca) in großer Ausdehnung längs getroffen und in einem nach hinten konkaven Bogen von der Medianseite des Gehirns, der Basis des Linsenkerns entlang nach der äußeren Kapsel verlaufen. nc Nucleus caudatus. Pu Putamen des Linsenkerns. fcol Fissura collateralis.

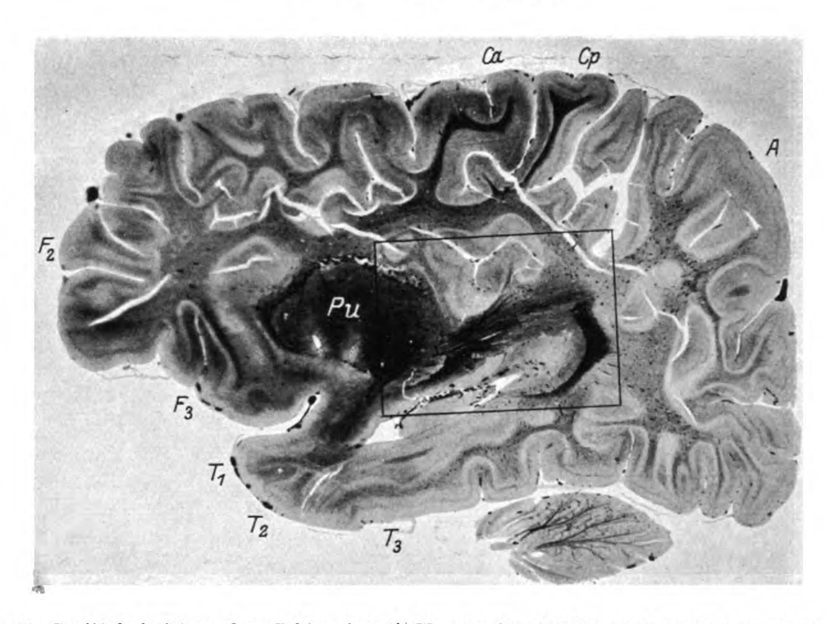


Abb. 66. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines $1^1/_4$ Monate alten Kindes, wenig medial von der äußeren Kapsel, so daß das Putamen des Linsenkerns (Pu) in größter Ausdehnung getroffen ist. Nach hinten unten am Linsenkern Teile des Stielfächers der Sehstrahlung, in dessen dorsalen Teil sich markfreie Streifen strahlig einlagern (Türksches Bündel?). Ca und Cp vordere und hintere Zentralwindung. A Gyrus angularis. F_2 F_3 zweite und dritte Stirnwindung. T_1 T_2 T_3 Schläfenwindungen.



Abb. 67. Ausschnitt aus Abb. 66 in stärkerer Vergrößerung. Einstrahlen markfreier Anteile des Türkschen Bündels in die der Sehstrahlung innen angelagerten Faserschicht (Stratum sagittale internum, sekundäre Sehstrahlung). Pu Putamen des Linsenkerns. Q Querwindung. H Hörstrahlung. S_1 Primäre, S_2 sekundäre Sehstrahlung nach Flechsig. v Ventrikel.

Abb. 68. Schräg von vorn oben nach hinten unten abfallender Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines 7 Wochen alten Kindes. Napfförmige Impression (Impressio lanciformis) an der Basis der Sehmarklamelle. Die Faserkappe über dem Gipfel der Fissura collateralis (fiss. col) enthält gleichzeitig Stabkranzanteile aus dem Gyrus hippocampi (G h). Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. pF_1 Fuß der ersten Stirnwindung. Gsm Gyrus supramarginalis. T_1 T_2 T_3 Temporalwindungen. G fus Gyrus fusiformis. G ling Gyrus lingualis. nc Nucleus caudatus. th Thalamus opticus.

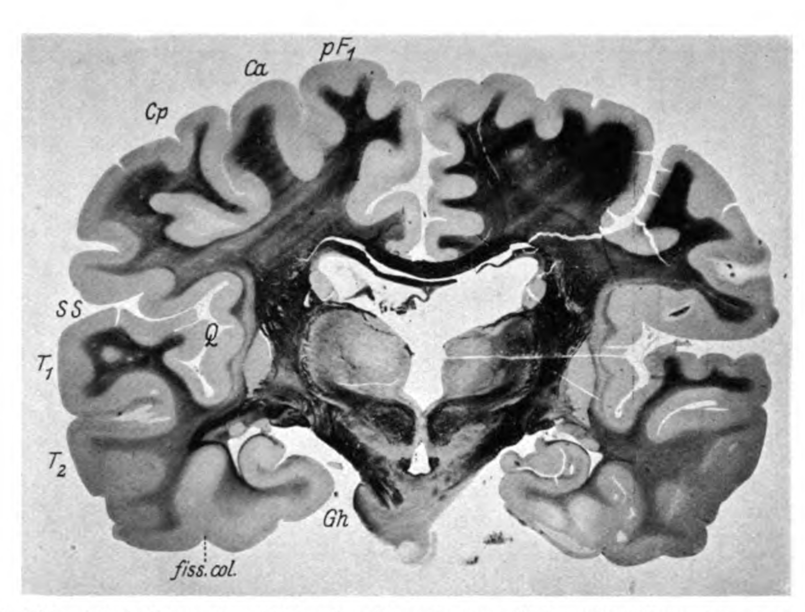


Abb. 69. Bifrontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen mit einem Herd im rechten Occipitalhirn (Zerstörung beider Lippen der Fissura calcarina) und nachfolgender völliger Degeneration der corticalen Sehbahn. Nach Weigert - Pal gefärbt und stark entfärbt. Impression an der Basis der Sehmarklamelle (Impressio laneiformis) von der gleichen Form wie in dem jugendlichen Gehirn in Abb. 68. Das Präparat läßt erkennen, wieviel von der Faserkappe über dem Gipfel der Fissura collateralis auf den Stabkranz des Gyrus hippocampi entfällt. Der letztere ist nämlich beiderseits erhalten, rechts isoliert, links mit der Sehstrahlung verschmolzen. Infolge des Zugrundegehens der Sehstrahlung rechts bietet das Präparat in der rechten Hemisphäre (aufgehellte Degeneration) gewissermaßen das Negativ des Querschnittes der Sehmarklamelle in der linken Hemisphäre (intensiv gefärbt). pF_1 Fuß der ersten Stirnwindung. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. SS Sylvische Spalte. T_1 T_2 Temporalwindungen. Fiss. col. Fissura collateralis. Gh Gyrus hippocampi. Q Temporale Querwindung.

Eine sehr wichtige Aufgabe bestand nunmehr in der Auseinanderhaltung der Sehstrahlung und der Stabkranzanteile für den Gyrus hippocampi und den Gyrus fornicatus. Die Differenzierung gelingt unter Zuhilfenahme hirnpathologischen Materials gelegentlich leicht. In dem schräg von vorn—oben nach hinten—unten abfallenden Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines sieben Wochen alten Kindes (Abb. 68) sieht man deutlich die napfförmige Impression. Aber diese Faserkappe über den Gipfel der Fissura collateralis enthält gleichzeitig den Stabkranz für den Gyrus hippocampi. Abb. 69 zeigt einen Bifrontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen mit einem Herd im

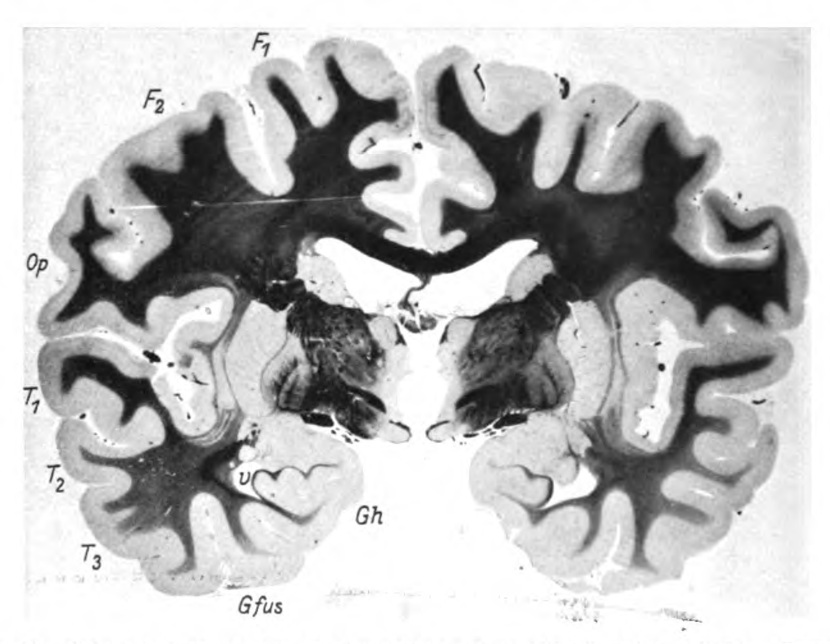


Abb. 70. Bifrontalschnitt aus dem gleichen Gehirn wie in Abb. 69 weiter oralwärts. Hauptfasermassen der Sehmarklamelle in der dorsalen Etage. Vergleicht man damit Abb. 52, wo die Hauptfasermassen ventral liegen, so beweisen beide Präparate zusammengenommen ein in langgestreckter Spirale erfolgendes, caudalwärts zunehmendes Hinabsenken der Fasermassen in ventrale Etagen. F_1 F_2 Frontalwindungen. Op Operculum. T_1 T_2 T_3 Temporalwindungen. G fus Gyrus fusiformis. Gh Gyrus hippocampi. v Ventrikel.

rechten Occipitalhirn (Zerstörung beider Lippen der Fissura calcarina) und nachfolgender fast vollkommener Degeneration des corticalen Endabschnittes der Sehleitung. Das Präparat ist nach Weigert-Pal gefärbt und stark entfärbt. Es ist geradezu frappant, wie die unversehrte linke Hemisphäre eine basale Impression von der gleichen Form zeigt, wie das jugendliche Gehirn in Abb. 68. Das Präparat läßt nun weiterhin erkennen, wieviel von der Faserkappe über dem Gipfel der Fissura collateralis auf den Stabkranz des Gyrus hippocampi entfällt. Der letztere ist nämlich beiderseits erhalten: rechts isoliert, links mit der Sehstrahlung verschmolzen. Infolge des Zugrundegehens der Sehstrahlung rechts bietet das Präparat in der rechten Hemisphäre (aufgehellte Degeneration) gewissermaßen das Negativ des Querschnittes der Sehmarklamelle in der linken Hemisphäre (intensiv gefärbt). Der Parallelschnitt (Abb. 70)

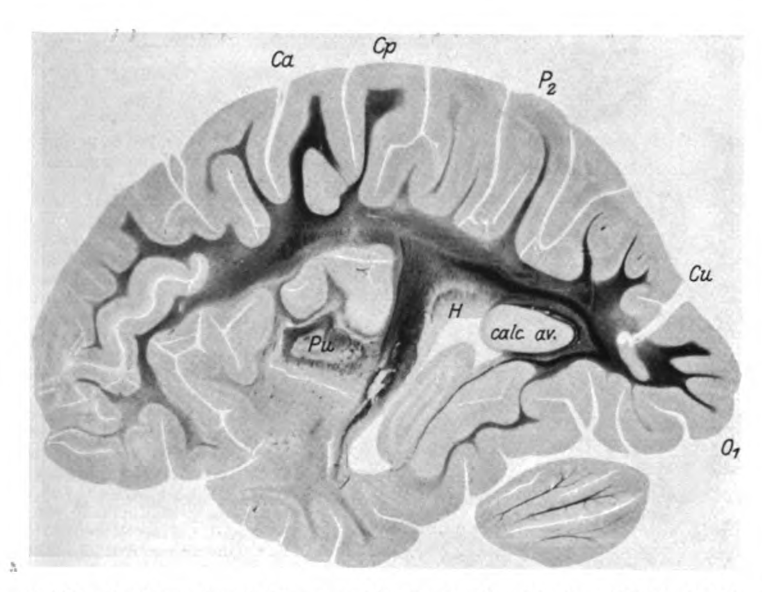


Abb. 71. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines $4^1/_2$ Monate alten Kindes. Bild des hufeisenförmigen Eintrittes der Sehstrahlung in den Cortex. An der Stelle der Konturabknickung rechts unten „Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum". Der dorsale Saum der Sehmarklamelle verläuft über das „untere" Joch. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. P_2 obere Scheitelwindung. Cu Cuneus. O_1 Erste Occipitalwindung. Pu Putamen des Linsenkerns. H Hörbalken. calc. av. Calcar avis.

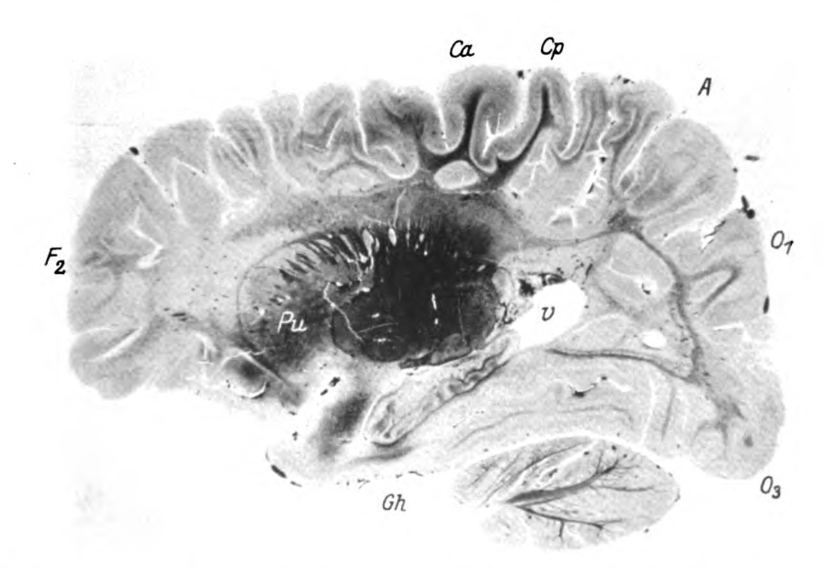


Abb. 72. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 7 Wochen alten Kindes. Der dorsale Saum der Sehmarklamelle verläuft über das „obere" Joch der Crista interna fissurae parieto-occipitalis. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. A Gyrus angularis. O_1 O_3 Occipitalwindungen. Gh Gyrus hippocampi. F_2 zweite Stirnwindung. Pu Putamen des Linsenkerns. v Ventrikel.

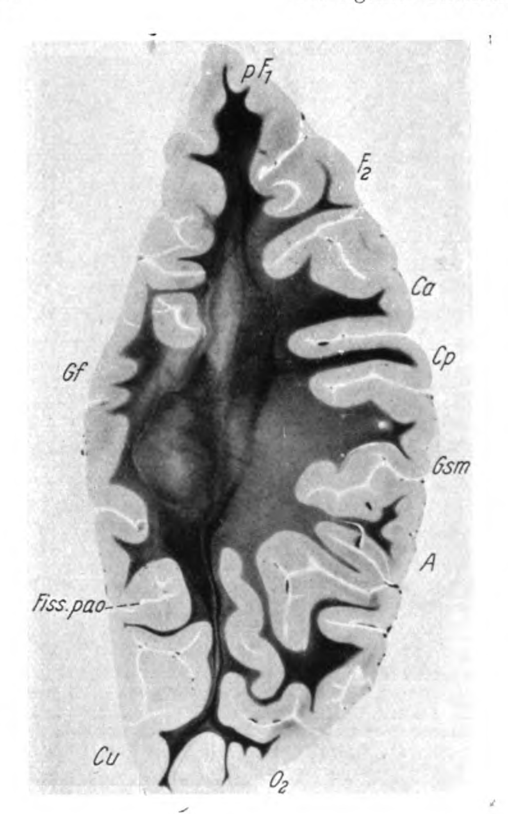


Abb. 73. Caudalwärts abfallender Horizontalschnitt aus der rechten Hemisphäre des Gehirns eines 7 Monate alten Kindes durch das in der Markreifung begriffene Centrum semiovale. Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina. Medial von der längs getroffenen Sehmarklamelle die Sammlung einer Schar von Balkenfasern zum Splenium. pF_1 Fuß der ersten Stirnwindung. F_2 Zweite Stirnwindung. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Gsm Gyrus supramarginalis. A Gyrus angularis. O_2 Zweite Hinterhauptwindung. Cu Cuneus. Fiss. pao. Fissura parieto-occipitalis. Gf Gyrus fornicatus. Man beachte im Markraum des Cuneus (z. B. dort, wo die Fiss. pao. von der Medianseite her einschneidet) von links nach rechts die drei Schichten: Eigenmark der Oberlippe der Fissura calcarina, Balkenschicht und dorsaler Saum der Sehmarklamelle, sowie dieselbe Dreischichtung von unten nach oben in Abb. 74 und noch deutlicher in Abb. 88.

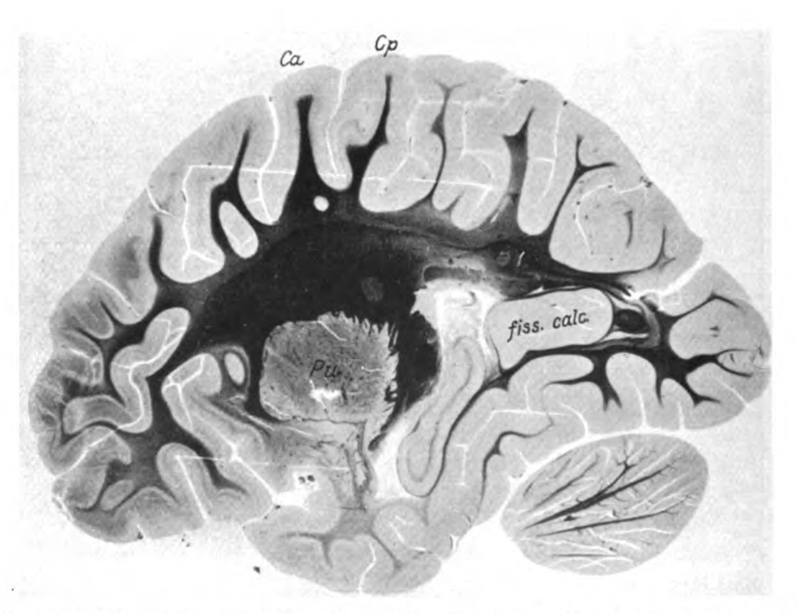


Abb. 74. Sagittalschnitt aus der linken Hemisphäre desselben 7 Monate alten Kindes. Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina.

aus dem gleichen Gehirn wie Abb. 69, der weiter oralwärts gelegen ist, zeigt ferner sehr gut die Zusammendrängung der Hauptfasermassen der Sehmarklamelle in der dorsalen Etage. Vergleicht man damit Abb. 52, wo die Hauptfasermassen ventral liegen, so beweisen beide Präparate zusammengenommen ein in langgestreckter Spirale erfolgendes, caudalwärts zunehmendes Hinabwandern der Fasern in die ventrale Etage.

Was nun den Stabkranz des Gyrus fornicatus anbetrifft, so ist bekanntlich sein Hauptanteil der Taststrahlung untrennbar angelegt, die ihn mit hochnimmt bis auf das Balkendach, wo man ihn dann auf Frontalschnitten in einem schwungvollen seitlich konvexen Bogen in den Markkörper des Gyrus fornicatus eintreten sieht. Die dorsale Begrenzung der Sehmarklamelle wickelt sich nun caudalwärts ganz von selbst immer deutlicher von den Begleitsystemen ab und ist zuletzt ein quer durch den Markraum des Cuneus verlaufender freier Saum.

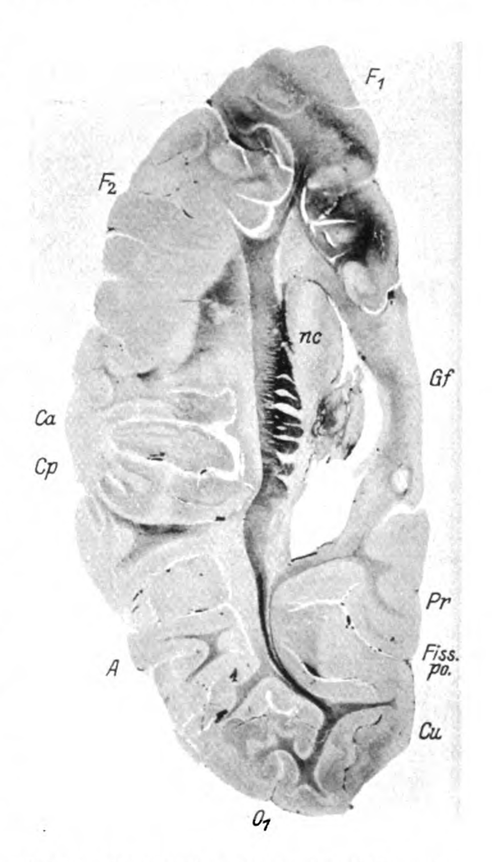


Abb. 75. Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines $3^1/_4$ Monate alten Kindes. Entsprechend dem Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle in einem konvexen Bogen nach oben taucht dieser Saum im parieto-occipitalen Markraum oral auf, um caudal wieder zu verschwinden. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. F_1 F_2 Stirnwindungen. Gf Gyrus fornicatus. Pr Praecuneus. Fiss. po. Fissura parieto-occipitalis. Cu Cuneus. O_1 Erste Occipitalwindung. A Gyrus angularis. nc Nucleus caudatus.

Nach seinem Eintritt in den Markraum des Cuneus über das obere (Abb. 72) oder untere Joch hinweg (Abb. 71) ist deshalb der dorsale Saum der Sehmarklamelle als solcher anatomisch einwandfrei zu erkennen. Der caudalwärts abfallende Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines 7 Monate alten Kindes (Abb. 73) zeigt den Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der corticalen Sehsphäre. Die Schnittrichtung geht durch das Centrum semiovale, deshalb ist medial von der längsgetroffenen Sehmarklamelle die Sammlung einer Schar von Balkenfasern zum Splenium zu sehen. Sehr interessant ist es, den ganz analogen Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle auf dem Sagittalschnitt aus der anderen Hemisphäre desselben Gehirns wiederzufinden (Abb. 74).

In dem Horizontalschnitt aus dem Gehirn des $3^1/_4$ Monate alten Kindes in Abb. 75 sieht man entsprechend dem Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle in einem konvexen Bogen nach oben diesen Saum im parieto-

occipitalen Markraum oral auftauchen und caudal wieder verschwinden. Auch in dem Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 4 Monate alten Kindes in Abb. 76

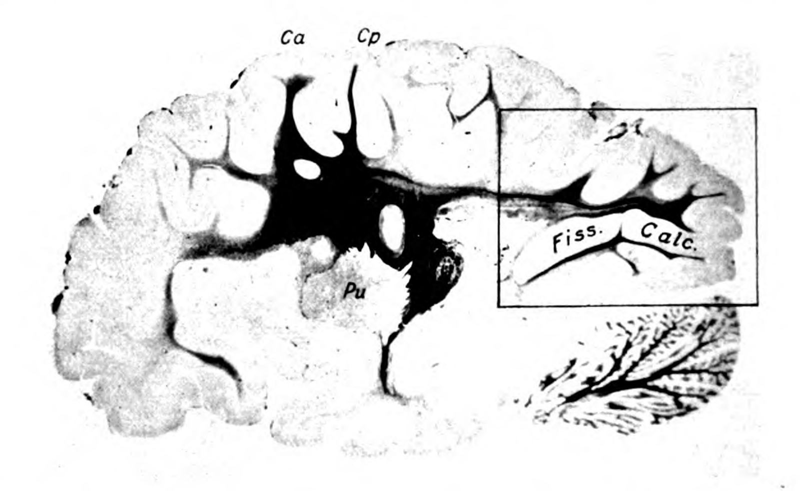


Abb. 76. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 4 Monate alten Kindes. Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina.

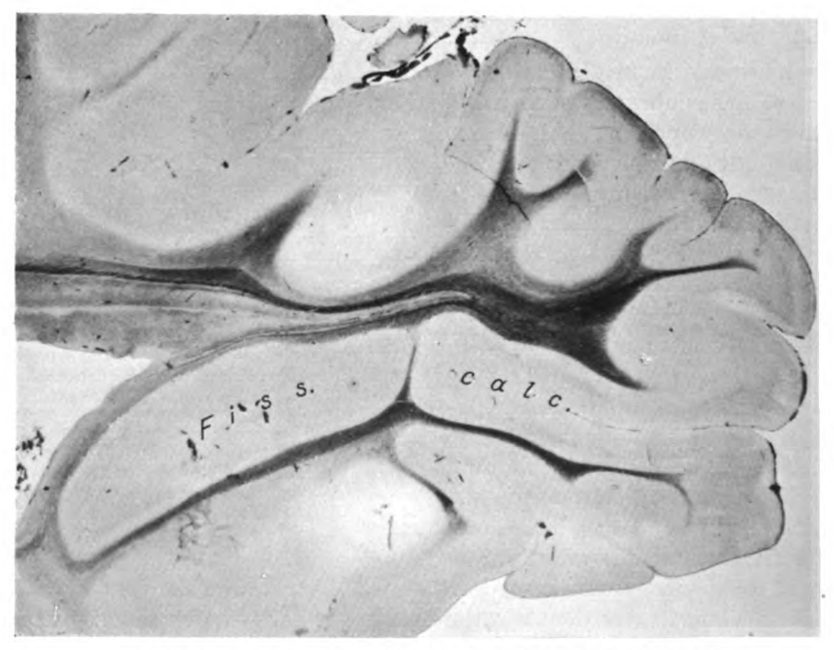


Abb. 77. Ausschnitt aus Abb. 76 in stärkerer Vergrößerung.

sieht man den dorsalen Saum nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina ziehen. Die Verlaufsform muß notgedrungen variieren, da für die Höhenlage

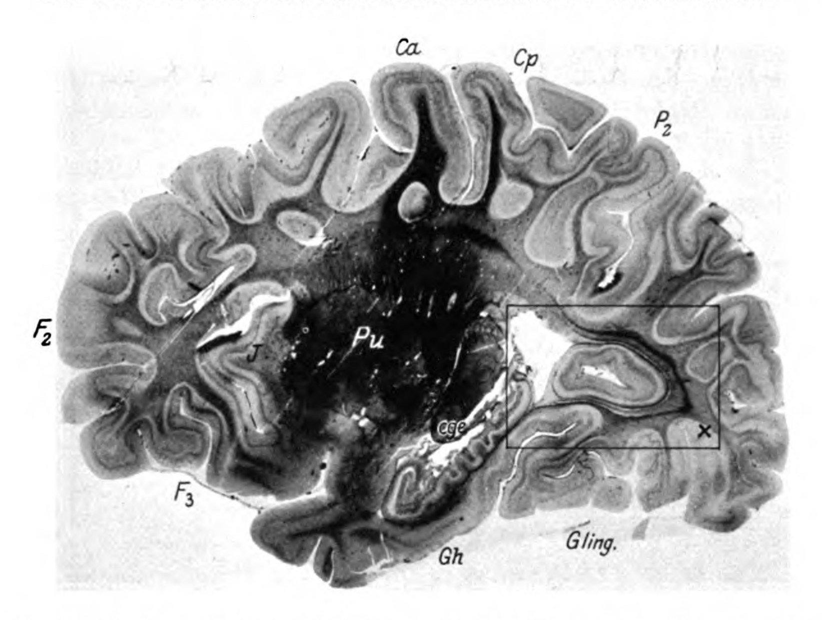


Abb. 78. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines $1^1/_4$ Monate alten Kindes. Hufeisenförmiger Eintritt der Sehstrahlung in den Cortex. Der untere Schenkel des Hufeisens im Markraum der Unterlippe der Fissura calcarina zeigt vorwiegend quer getroffene Fasern (v S in Abb. 79), der obere Schenkel des Hufeisens im Markraum der Oberlippe der Fissura calcarina kürzere und längere, mehr sagittal gestellte Faserstutzen (d S in Abb. 79). Bei × Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Gh Gyrus hippocampi. G ling Gyrus lingualis. F_2 F_3 Frontalwindungen. P_2 Untere Scheitelwindung. cge Corpus geniculatum externum.



Abb. 79. Ausschnitt aus Abb. 78 in stärkerer Vergrößerung. fiss. calc. Fissura calcarina. vS und d S Ventraler und dorsaler Saum der Sehmarklamelle. × Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum.

und die relative Annäherung des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle an die Facies interna der Medianseite des Hinterhauptlappens die mehrfach schon beschriebene fötale Hemisphärenrotation, durch welche die Insel in die Tiefe versenkt wird, von großer Bedeutung ist.

Aus der gleichen Ursache kommt aber nun am Ende des Hinterhorns eine Verwerfung der Sehstrahlung zustande, die ich als Umschlagstelle der



Abb. 80. Die Umschlagstelle (×) der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum auf dem Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines 1 Monat 5 Tage alten Kindes. H Hörstrahlung.



Abb. 81. Die Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum (×) auf dem Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines $1^3/_4$ Monate alten Kindes.

Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum bezeichnet und oben S. 78 bereits ausführlich beschrieben habe. Der Sagittalschnitt aus dem Gehirn des $1^3/_4$ Monate alten Kindes (Abb. 78) zeigt einen hufeisenförmigen Eintritt der Sehstrahlung in den Cortex. Das caudale Ende der Sehmarklamelle ist hier glockenförmig auf die Facies interna der Medianseite des Hinterhauptlappens aufgestülpt. In der Glocke drin sitzt der Calcar avis. Der untere Schenkel des Hufeisens im Markraum der Unterlippe der Fissura calcarina zeigt vorwiegend quer getroffene Fasern, der obere Schenkel des Hufeisens

im Markraum der Oberlippe der Fissura calcarina kürzere und längere mehr sagittal gerichtete Faserstutzen. Der letztere erscheint deshalb auch dunkler gefärbt als der erstere. Das Hufeisen ist an der hinten gelegenen Konvexität zu einer Spitze ausgezogen, an welcher die Umschlagstelle liegt, um deren Demonstration am Präparat es sich jetzt handelt. Obwohl der Schnitt durch Gebiete des Hinterhauptlappens führt, die in größerer Ausdehnung mit der Area striata ausgestattet sind, ist die Sehstrahlung caudal von der Umschlagstelle wie weggeblasen und der Verlauf im einzelnen nur äußerst schwierig zu verfolgen. Es muß sich also von da ab die Sehstrahlung ganz rasch über ein größeres Rindenareal ausstreuen, so daß damit die frühere Kompaktheit der Lamelle in Auflösung gerät. Die einfachste Erklärung für die regelmäßig im retroventrikulären Markraum auftretende Änderung der Verlaufsform wäre die

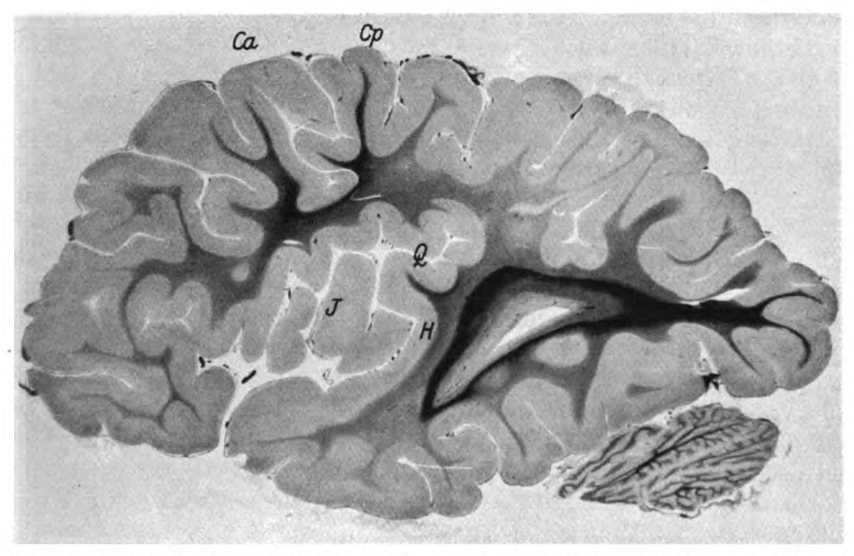


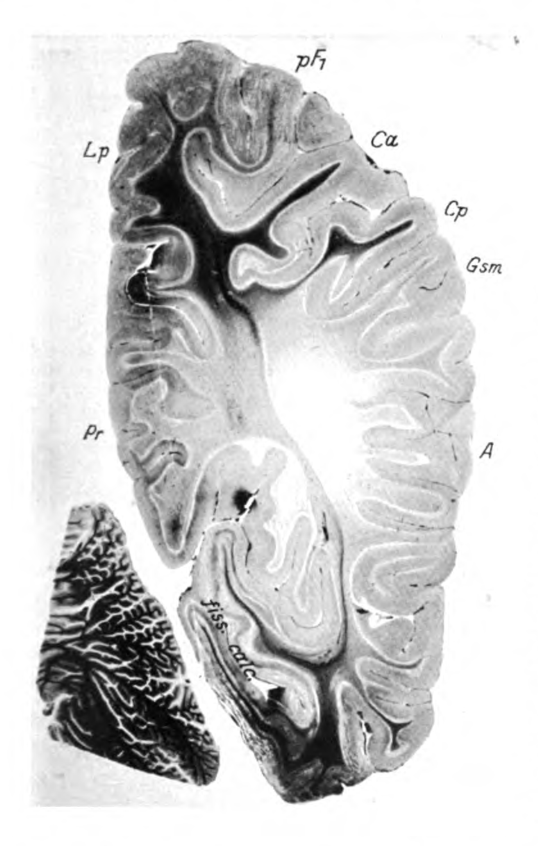
Abb. 82. Variation des Verlaufs der Sehstrahlung bei einem 4 Monate alten Kinde. Die Umschlagstelle der Sehmarklamelle liegt hier sehr weit oral. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Q Temporale Querwindung. H Hörstrahlung. J Insel.

von mir inaugurierte Annahme einer Umschlagstelle, deren Schema ich in Abb. 37 wiedergegeben habe. Man findet diese Stelle, von der ab der Verlauf der Sehstrahlung unbestimmt wird, leicht auf Präparaten aller Schnittrichtungen wieder, ausgenommen Frontalschnitte, die davon kein gutes Bild geben. Ich bilde sie auf zwei Horizontalschnitten (Abb. 80 und 81) und drei Sagittalschnitten (Abb. 71, 72 und 82) aus fünf verschiedenen Gehirnen ab. Die beiden Sagittalschnitte in Abb. 71 und 72 demonstrieren gut die Verlaufsformen mit den beiden Eintrittsarten des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle in den Markraum des Cuneus über das „untere Joch“ (Abb. 71) und „obere Joch“ (Abb. 72) und der daraus resultierenden durchaus verschiedenen Ausstreuung der Sehbahnfasern auf caudal von der Umschlagstelle gelegenen Rindenabschnitte. Der Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 4 Monate alten Kindes in Abb. 82 stellt eine Variation der Verlaufsform der Sehmarklamelle dar.

5. Der Faserverlauf im Cuneus.

Die Schlüsse aus dem bisher dargebotenen Material der mikroskopischen Faseranatomie sind so vorsichtig gezogen, daß Einwände dagegen schwer zu erheben sind. Sie würden sich wohl auch an der Hand noch größeren Materials immer beheben lassen. Die anschauliche Darstellung des Stielfächers mit sehr großer Apertur, des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle in seinem Verlauf nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina, des ventralen Saumes der Sehmarklamelle im temporalen Knie nach oralen Abschnitten der Regio calcarina sowie der Nachweis einer basalen Duplikatur und der napfförmigen Impression führte zu der morphologisch einheitlichen Auffassung der Sehstrahlung als einer Marklamelle und legten gleichzeitig deren topische Beziehungen zu anatomischen Nachbargebilden dar. Die eigentlichen Schwierigkeiten beginnen erst mit der Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina. Wir stehen hier vor einem ganz neuen Problem, welches in seiner Bedeutung offenbar unterschätzt worden ist. Das Einstrahlungsgebiet für die Sehstrahlung ist die Regio calcarina. Sie ist gegliedert durch die tiefe Einstülpung der Fissura calcarina, welche vom Markraum aus betrachtet einem Höhenzug ähnelt, dessen höchste Erhebung oral liegt (Calcar avis) und der nach dem Occipitalpol hin allmählich abfällt. Die Endstutzen der Sehstrahlung könnte man sich auf dieser Geländewelle angebracht denken wie Hochwald auf einem Gebirgskamm, letzten Endes also parallel und in diesem Falle horizontal gerichtet. Frontalschnitte durch die Fissura calcarina geben für den begrenzenden Markraum das Bild einer Gabelung, in die sich die Sehmarklamelle einfügen muß. Um zur Endstätte zu gelangen, steht aber nun als letztes Verkehrshindernis das Hinterhorn des Ventrikels im Wege. Sein Kontakt mit der Fissura calcarina ist so unmittelbar, daß durch die letztere an der Medianwand des Ventrikels im Innern jene Vorwölbung entsteht, die wir als Calcar avis kennen. Zwischen den oralen Abschnitten des Grundes der Fissura calcarina und der Medianwand des Hinterhorns liegt oft nur eine äußerst dünne Markfaserschicht. Aber wir finden auch in diesem Gebiet die Area striata vor und es besteht wohl kein Zweifel, daß sich auch dorthin die Sehstrahlung ausbreitet, obwohl es Variationen gibt, wo die Area striata die Oberlippe der Fissura calcarina nicht völlig besetzt, sondern einen kleinen, oralen, an die Fissura parieto-occipitalis anstoßenden Teil davon frei läßt. Die Fälle sind indes selten. Das Hinterhorn steht aber auch caudalwärts noch einem ungehinderten Zutritt der Sehstrahlung im Wege, und es bedarf einer auf Frontalschnitten sichtbaren förmlichen Umhüllung des Hinterhorns, um den Grund der Fissura calcarina mit Sehstrahlungsfasern zu besetzen. Die einfachste Vorstellung wäre die, sich die Ränder der Sehmarklamelle von oben und unten her nach der Medianseite des Ventrikels zu eingerollt zu denken. Diese Ansicht könnte vor allem gestützt werden durch den hufeisenförmigen Eintritt der Sehmarklamelle in den Cortex, wie er auf Sagittalschnitten sichtbar ist. Auffällig ist nur, daß die Faserglocke, die man sich danach auf die Regio calcarina vom Markraum her aufgestülpt denken muß, caudalwärts etwa an der Grenze des mittleren und hinteren Drittels des gesamten occipitalen Markraumes ihr vorzeitiges Ende findet. Theoretisch hätte es bei dieser Vorstellungsweise

näher gelegen, den caudalen Abschluß der Glocke im Gyrus descendens, also am Occipitalpol zu erwarten. Immerhin könnten diese Zweifel durch den Nachweis der von mir beschriebenen Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum noch behoben werden. Niemals dürfte aber für den Eintritt der Fasern in die Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina auf dem Frontalschnitt von der Sehmarklamelle ein anderes Querschnittsbild entstehen als das eines Snellenschen Hakens. Es ist unschwer zu erweisen, daß so einfach der Eintritt nicht erfolgt. In dem nach hinten schräg abfallenden



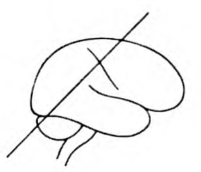


Abb. 83. Nach hinten schräg abfallender Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines 3 Monate alten Knaben. Digammaförmige Aufteilung der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum, die sich mit der Auffassung eines einfachen hufeisenförmigen Eintrittes der Sehstrahlung in den Cortex nicht vereinbaren läßt. Stellt man sich die Faserglocke plastisch vor, die auf die Facies interna der Medianseite des Gehirns, also vom Markkörper aus auf die Fissura calcarina gestülpt, auf dem Sagittalschnitt die Hufeisenform entstehen lassen soll und wäre diese Vorstellung zutreffend, so müßte im Frontal- oder geneigten Horizontalschnitt als Querschnittsbild immer ein Snellenscher Haken (⊏) mit der Öffnung nach der Medianseite hin, niemals könnte aber ein auf dem Kopf stehendes Digamma (⊨) entstehen. Da nun aber das Präparat eben ein Digamma im Querschnittsbild zeigt, muß die Verlaufsform komplizierter sein. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. pF₁ Fuß der ersten Stirnwindung. Lp Lobus paracentralis. Pr Praecuneus. Gsm Gyrus supramarginalis. A Gyrus angularis. fiss. calc. Fissura calcarina.

Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines drei Monate alten Knaben (Abb. 83) zeigt das Querschnittsbild ein auf dem Kopfe stehendes Digamma. Dieses Querschnittsbild läßt sich in keiner Weise mit der Annahme des hufeisenförmigen Eintritts der Sehstrahlung in Form einer auf die Facies interna der Medianseite aufgestülpten Faserglocke vereinbaren. Es gibt einfach keine Schnittrichtung, die diesem Querschnittsbild gerecht werden könnte. Die Verlaufsform muß also komplizierter sein.

Ganz häufig ist nun ferner das Vorkommen einer Doppelkontur der Sehmarklamelle im Cuneus. Der Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 8 Monate alten Kindes in Abb. 84 u. 85 gibt diese Tatsache sinnenfällig wieder. Die beiden dunkel gefärbten Schichten im Cuneus bleiben die ganze Serie

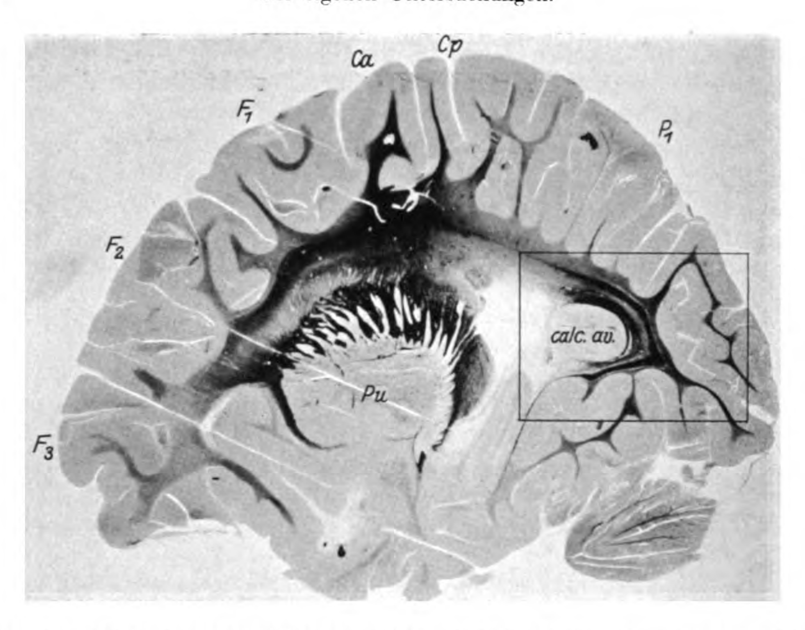


Abb. 84. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 8 Monate alten Kindes. Doppelte Kontur der Sehmarklamelle in der Oberlippe der Fissura calcarina, welche sich mit der Auffassung des einfach hufeisenförmigen Eintrittes der Sehstrahlung in den Cortex schwer vereinbaren läßt. Bei × „Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum". Die dem Calcar avis dorsal dicht aufliegende Faserschicht enthält sehr wahrscheinlich Balkenfasern und Projektionsfasern für den oralen Abschnitt der Oberlippe der Fissura calcarina. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. F_1 F_2 F_3 Stirnwindungen. P_1 Obere Scheitelwindung. calc. av. Calcar avis. Pu Putamen des Linsenkerns.

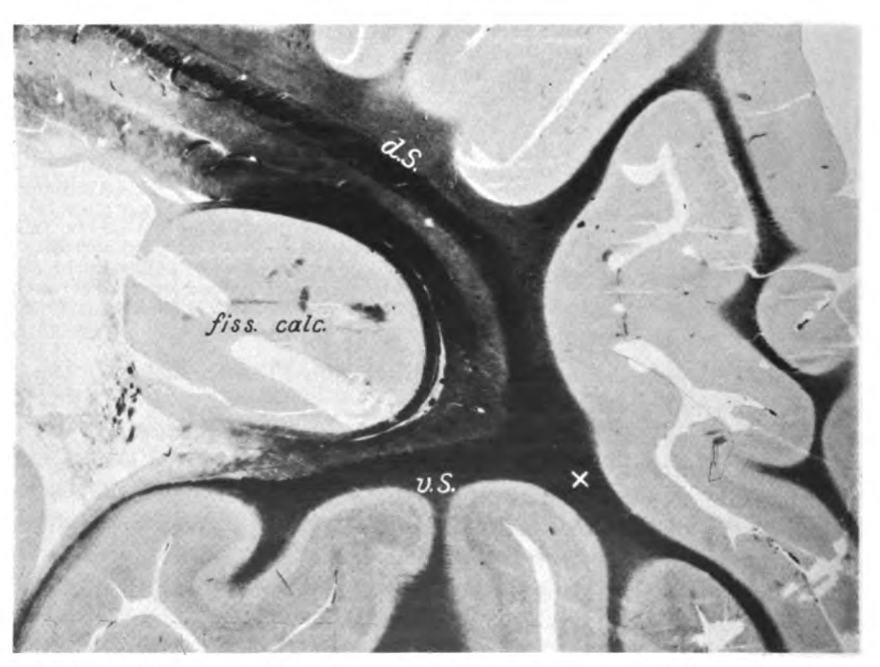


Abb. 85. Ausschnitt aus Abb. 84 in stärkerer Vergrößerung. vS und dS Ventraler und dorsaler Saum der Sehmarklamelle. × Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum.

hindurch getrennt. Keinesfalls läßt sich der Ursprung der unteren Schicht aus der oberen Schicht erweisen, was doch der Fall sein müßte, wenn der dorsale Saum der Sehmarklamelle gemäß des hufeisenförmigen Eintritts der Sehstrahlung die Oberlippe der Fissura calcarina schon in oralen Abschnitten mit Fasern ausstatten würde. Dem Einwand, daß es sich in der Schicht, welche der Oberlippe der Fissura calcarina unmittelbar aufliegt, um ein Balkenlager handele, muß man damit begegnen, daß wegen der topischen Beziehungen der Oberlippe der Fissura calcarina zum Splenium des Balkens der Verlauf von Balkenfasern in sagittaler Richtung durch den Markraum der Oberlippe der Fissura calcarina zwar feststeht, aber ebenso sicher ist doch, daß dieses Faserlager unbedingt auch die Projektionsfasern für die Oberlippe der Fissura calcarina bergen muß,

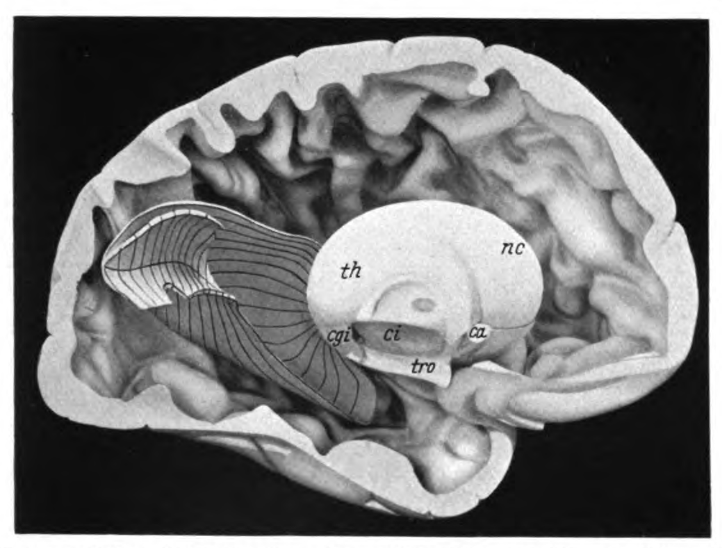


Abb. 86. Photographische Fehlaufnahme. Das caudale Ende der tönernen Sehmarklamelle ist nach oben verrutscht und dabei gleichzeitig das temporale Knie disloziert worden. Dadurch kommt aber nun der Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle voll zur Ansicht und es sind alle Variationsmöglichkeiten im Vergleich zur Abb. 36 zu ermessen. Man beachte vor allem die im Cuneus entstehende Doppelkontur der Sehmarklamelle, die in der Tat auf Sagittalschnitten gar nicht selten angetroffen wird. th Thalamus opticus. nc Nucleus caudatus. ca Commissura anterior. cgi Innerer Kniehöcker. tro Tractus opticus. ci Capsula interna.

eben weil es im Markraum der Oberlippe liegt. Die Deutung der Fasern als Balkenfasern würde also das Problem der Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina der Lösung nicht näher bringen. Auch wäre die Mächtigkeit dieses Faserlagers, wenn es nur aus Balkenfasern bestehen sollte, zum mindesten ungewöhnlich, während, wenn wir darin auch Projektionsfasern vermuten könnten, sie unseren Anschauungen entsprechen würde. Weitere mikroskopische Untersuchungen in dieser Richtung haben nun den Nachweis erbracht, daß ein großer Teil des fraglichen Marklagers aus Fasern der ventralen Etage der Sehmarklamelle stammen, zunächst den Markraum der Unterlippe der Fissura calcarina durchsetzen und alsdann vertikal nach der Oberlippe der Fissura calcarina aufsteigen. Die Erkenntnis dieser Tatsache mußte, prinzipiell ausgewertet, zu der Auffassung einer — sit venia verbo — schwalbenschwanzförmigen Aufteilung der Sehmarklamelle von der ventralen Etage her führen.

Die Realisierung dieser Ansicht findet ihren Ausdruck in der in Abb. 86 wiedergegebenen Plastik.

Man wirft einen Blick in das als Hohlkörper dargestellte Rindengrau einer linken Hemisphäre, die Medianwand ist abgetragen, vom Markkörper einzig und allein die Sehmarklamelle stehen geblieben. Es tut nichts zur Sache, daß es sich hier zufällig um eine photographische Fehlaufnahme handelt, sofern die tönerne Sehmarklamelle ein wenig rotiert und gehoben in das Modell eingelagert ist. Gerade dadurch kommt eine Konfiguration zur Ansicht, die an der

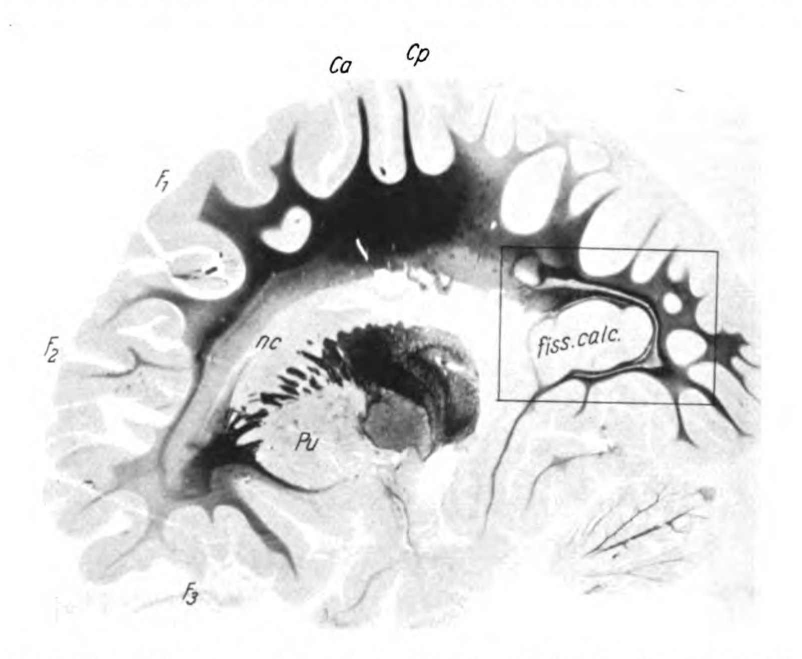


Abb. 87. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 8 Monate alten Kindes. Ventral vom Calcar avis gabelförmige Verdoppelung der Kontur der Sehmarklamelle. Aus dieser Teilungsstelle kann man den Verlauf der unteren Schicht nach der Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum verfolgen, während die Fasern der oberen Schicht, vorwiegend längs getroffen, in nach vorn konkavem Bogen zwischen Ependymzipfel des Hinterhorns einerseits und Calcarinarinde andererseits nach der Oberlippe der Fissura calcarina aufsteigen und sich dort oralwärts bis an das Balkensplenium heran fortsetzen. Wahrscheinlich enthält dieser Faserzug Balkenfasern und Projektionsfasern (für orale Abschnitte der Oberlippe der Calcarina). Wie in Abb. 84, so nimmt auch hier der dorsale Saum der Sehmarklamelle seinen Weg getrennt davon durch den Cuneus hindurch von vorn oben nach hinten unten, um zur Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum zu gelangen. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. F_1 F_2 F_3 Stirnwindungen. nc Nucleus caudatus. Pu Putamen des Linsenkerns.

regelrechten Lagerung der Sehmarklamelle in Abb. 36 nur umständlich zu erläutern gewesen wäre. Der Stielfächer strahlt mit großer Apertur aus. Der ventrale Saum der Sehmarklamelle verläuft nach oralen, der dorsale Saum nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina. Auf dem Grund der Fissura calcarina ist eine leicht geschwungene fast horizontal verlaufende Linie eingezeichnet, von da aus zweigt nach oben das Markblatt für die Oberlippe der Fissura calcarina, nach unten das Markblatt für die Unterlippe der Fissura calcarina ab. Man ersieht leicht, daß ein schräg von vorn oben nach hinten unten geneigter Frontalschnitt etwa das in Abb. 83 wiedergegebene Faserquerschnittsbild und

ein Sagittalschnitt (Abb. 84) im Cuneus eine Doppelkontur der Sehmarklamelle ergeben muß. Sehr häufig verschmilzt der die dorsalen Fasern führende Anteil der Sehmarklamelle mit dem Markblatt für die Oberlippe der Fissura calcarina, und zwar regelmäßig dann, wenn der dorsale Saum das untere Joch dicht oberhalb des Calcar avis als Eintrittspforte in den Markraum des Cuneus benutzt, wie das in Abb. 78 zu sehen ist. In einem solchen Falle kann dann bei entsprechender Schnittrichtung das mikroskopische Faserbild zu der Auffassung führen, als ob aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle Fasern nach den oralen Abschnitten der Unterlippe der Fissura calcarina abstiegen, einen Verlauf, den v. Monakow beschreibt (Abb. 28). Nachdem ich die in Abb. 38 wiedergegebene Vorstellung vom Faserverlauf der Sehmarklamelle gewonnen hatte,

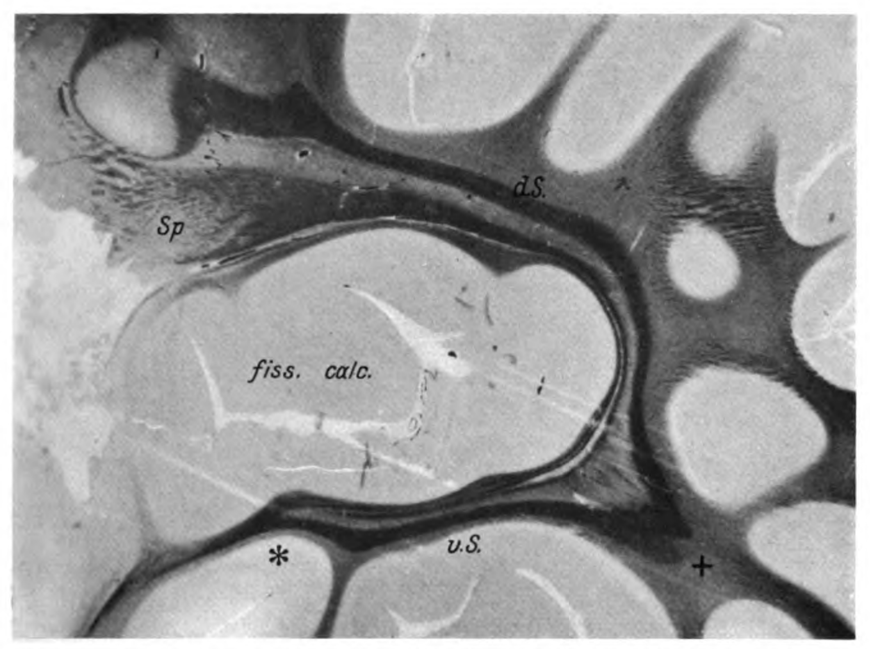


Abb. 88. Ausschnitt aus Abb. 87 in stärkerer Vergrößerung. fiss. calc. Fissura calcarina. v S und d S Ventraler und dorsaler Saum der Sehmarklamelle. × Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum. * Ursprung des Fasciculus corporis callosi cruciatus (Balkengabel) aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle. Sp Splenium. Man beachte im Markraum der Oberlippe der Fissura calcarina von unten nach oben die drei Schichten: Eigenmark der Oberlippe, Balkenschicht, dorsaler Saum der Sehmarklamelle.

ist es mir nicht wieder gelungen, Fasern aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle nach der Unterlippe der Fissura calcarina absteigen zu sehen. Zwischen meiner und v. Monakows Auffassung besteht aber nicht allein der Unterschied, daß v. Monakow meint, die Fasern stiegen aus dem dorsalen Saum ab und ich behaupte, sie steigen aus dem ventralen Saum auf, sondern auch noch die weitere Differenz, daß v. Monakow diesen Faserverlauf an die Außenseite des Ventrikels verlegt, während ich die aufsteigenden Fasern an der Innenseite des Hinterhorns fand, also zwischen diesem und dem medianen Rindengrau. In Abb. 36 würde das Unterhorn des Ventrikels in dem schmalen Löffel liegen, welchen jene Fasern umkreisen, die das temporale Knie bilden, das Hinter-

horn des Ventrikels dagegen in dem Raum hinter der schwalbenschwanzförmigen Aufteilung der Sehmarklamelle zu suchen sein. Nach v. Monakows Beschreibung sollen die aus der dorsalen Etage absteigenden Fasern das Hinterhorn lateral umgreifen, um in orale Abschnitte der Unterlippe zu gelangen. Abb. 28 zeigt dementsprechend das Markblatt für die Unterlippe zu einer Rinne ausgezogen, die der ventralen Zirkumferenz des Hinterhorns anliegend einer Matrize desselben entspricht. Ob es innerhalb der Variationsmöglichkeiten liegt, daß das Hinterhorn einmal innerhalb und ein andermal außerhalb der schwalbenschwanzförmigen Aufteilung liegt, so daß der von mir festgestellte Faseraufstieg aus ventralen Abschnitten der Sehmarklamelle nach der Oberlippe der

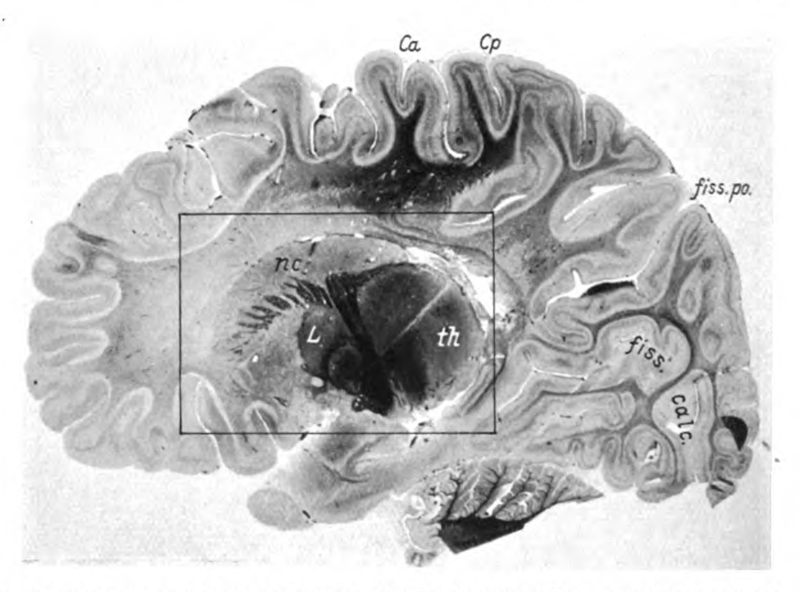


Abb. 89. Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines $1^3/_4$ Monate alten Kindes. Vertikaler Aufstieg von Fasern aus ventralen Abschnitten der Sehmarklamelle (Unterlippe der Fissura calcarina) in nach vorn konkavem Bogen nach der Oberlippe der Fissura calcarina. Anscheinend Balkenfasern und Projektionsfasern. Die Verlaufsweise schließt eine Deutung als Meynertsche Bogenfasern, wie sie immer von Windung zu benachbarter Windung ziehen, aus. Ca und Cp Vordere und hintere Zentralwindung. fiss. po. Fissura parieto-occipitalis. nc Nucleus caudatus. L Linsenkern. th Thalamus opticus. fiss. calc. Fissura calcarina. (Den hier eingezeichneten Ausschnitt siehe in Abb. 64.)

Fissura calcarina gelegentlich auch an der lateralen Zirkumferenz des Hinterhorns erfolgen könnte, vermag ich noch nicht zu übersehen.

Nachdem die mikroskopische Faseranatomie einwandfrei den Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina ergeben hatte, mußte naturgemäß auch mit der Möglichkeit der Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle gerechnet werden. Gesehen worden war dieser Verlauf bisher nicht. Der ventrale Saum der Sehmarklamelle rollt sich in den schmalen Spalt hinein, der zwischen dem ventralen Boden des Unterhorns und der dorsalen Begrenzung des Rindengraues der Fissura collateralis vorgebildet ist. Von da aus gestaltet sich ein Aufstieg von Fasern nach der Oberlippe deshalb äußerst schwierig, weil der Calcar avis den oralen

Raum zwischen Hinterhorn und medianem Rindengrau hermetisch abschließt. Erst weiter caudalwärts wird für den Faserdurchtritt zunehmend mehr Luft.

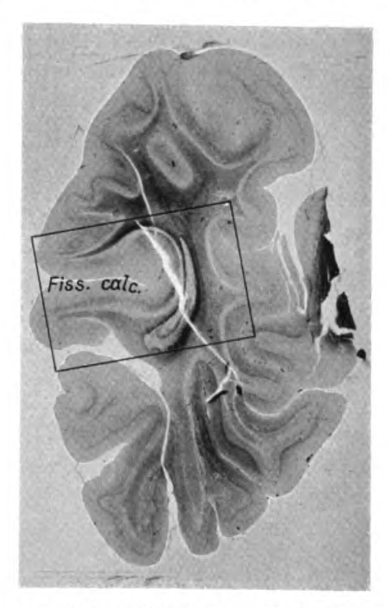


Abb. 90. Frontalschnitt aus dem Hinterhauptlappen eines 7 Wochen alten Kindes. Der Schnitt liegt dicht oralwärts vor dem Ende des Hinterhorns. Vertikaler Aufstieg von Fasern aus ventralen Abschnitten der Sehmarklamelle zwischen Hinterhorn und der Rindenbegrenzung des Grundes der Fissura calcarina nach der Oberlippe der Fissura calcarina. Die Beschaffenheit dieses Präparates schließt eine Verwechselung mit Bogenfasern zwischen den beiden Lippen der Fissura calcarina aus.

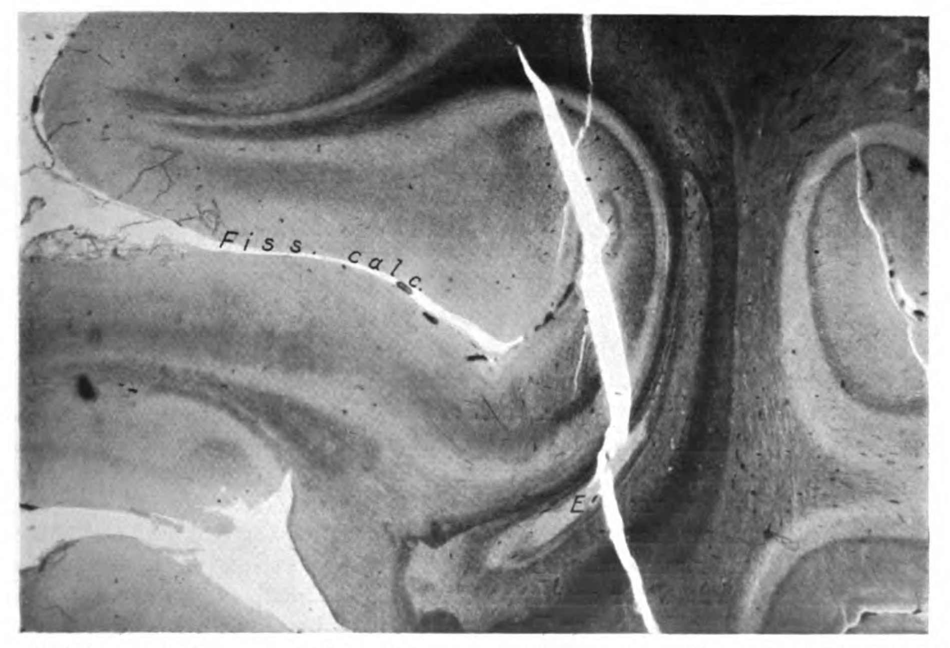


Abb. 91. Ausschnitt aus Abb. 90 in stärkerer Vergrößerung. E Ependymzipfel des Ventrikels.

Der bis dahin von der Unterlippe hermetisch abgeschlossen gewesene orale Teil der Oberlippe kann also, wenn er überhaupt aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle Fasern bezieht, diese nur auf einem Umweg erhalten, entweder an der lateralen Zirkumferenz des Hinterhorns empor, also über dasselbe hinweg oder vorerst caudalwärts im Markraum der Unterlippe an der Basis des Calcar avis entlang, bis dieser vom Ventrikel zurücktritt, dann durch den Spalt zwischen Hinterhorn und medianem Rindengrau hindurch in nach vorn konkavem Bogen, also retrograd nach oralen Abschnitten der Oberlippe. Nur der letztere Verlauf ließ sich anatomisch sicher stellen. Abb. 87 zeigt einen Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines 8 Monate alten Kindes, auf dem ventral vom Calcar avis sich eine gabelförmige Verdoppelung der Kontur der Sehmarklamelle zeigt. Aus dieser Teilungsstelle kann man den Verlauf der unteren Schicht nach der Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum verfolgen, während die Fasern der oberen Schicht vorwiegend längs getroffen, in nach vorn konkavem Bogen zwischen Ependymzipfel des Hinterhorns (bzw. ihn einhüllend) und Calcarinarinde andererseits nach der Oberlippe der Fissura calcarina aufsteigen und sich dort oralwärts bis an das Balkensplenium fortsetzen. Getrennt davon nimmt der dorsale Saum der Sehmarklamelle durch den Cuneus hindurch von vorn oben nach hinten unten seinen Verlauf, um zur Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum zu gelangen. Auch auf dem Sagittalschnitt aus dem Gehirn eines $1^3/_4$ Monate alten Kindes (Abb. 89) sieht man den vertikalen Aufstieg von Fasern aus ventralen Abschnitten der Sehmarklamelle (Unterlippe der Fissura calcarina) in nach vorn konkavem Bogen nach der Oberlippe der Fissura calcarina. Die Verlaufsweise schließt eine Deutung als Meynertsche Bogenfasern, wie sie immer von Windung zu benachbarter Windung ziehen, aus. In gleicher Weise läßt der Frontalschnitt aus dem Hinterhauptlappen eines sieben Wochen alten Kindes (Abb. 90), dessen Schnittebene dicht oralwärts vor dem Ende des Hinterhorns liegt, einen vertikalen Aufstieg von Fasern aus ventralen Abschnitten der Sehmarklamelle zwischen Hinterhorn und der Rindenbegrenzung des Grundes der Fissura calcarina nach der Oberlippe der Fissura calcarina erkennen. Auch die Beschaffenheit dieses Präparates schließt eine Verwechselung mit Bogenfasern zwischen den beiden Lippen der Fissura calcarina aus. v. Monakow hat gemeint, daß nach seiner Erfahrung die Bündel im Großhirn stets den kürzesten Weg einschlagen. Für die Sehstrahlung trifft das sicher nicht zu. Hier kann man die durch v. Monakow in Abrede gestellten „schlingenförmigen Umbiegungen zahlreicher Projektionsbündel“ direkt beobachten. Ich gebe ein Beispiel dafür auf Horizontalschnitten aus dem Gehirn eines $1^3/_4$ Monate alten Kindes in den Abb. 92 und 93 wieder. Im retroventrikulären Markraum sieht man Fasern aus dem Stratum sagittale externum bzw. der primären Sehstrahlung halbzirkelförmig umkehren und rückläufig wieder weit nach vorn ziehen.

Bei der Annahme des regelmäßigen Vorkommens vertikal aufsteigender Fasern in den Markraum zwischen Hinterhorn und Furchengrund der Fissura calcarina müßte eine dafür markante Stelle in jeder lückenlosen Frontalserie auffindbar sein. Das ist in der Tat der Fall. Ich bilde einen Frontalschnitt aus der schon mehrfach zitierten Serie des Gehirns eines Erwachsenen ab, wo

sich in der rechten Hemisphäre je ein Herd im Occipitalhirn und im Kleinhirn befand. Die linke Hemisphäre zeigt in Abb. 94 folgendes. Die Sehstrahlung umgibt kranzartig in einem gewissen Abstand das Hinterhorn des Ventrikels

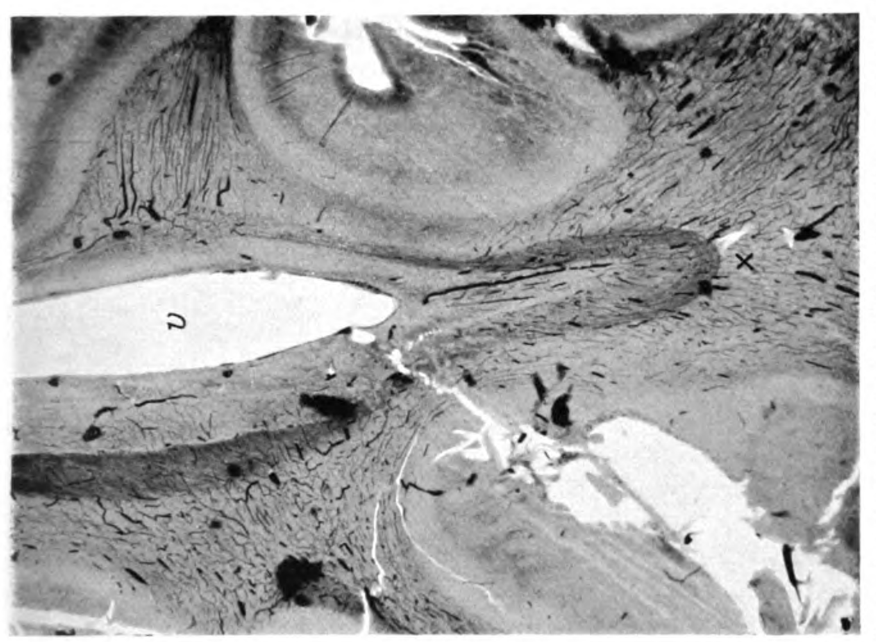


Abb. 93. Ausschnitt aus Abb. 92 in stärkerer Vergrößerung. v Ventrikel. Bei × halbzirkelförmig und retrograd verlaufende Fasern.

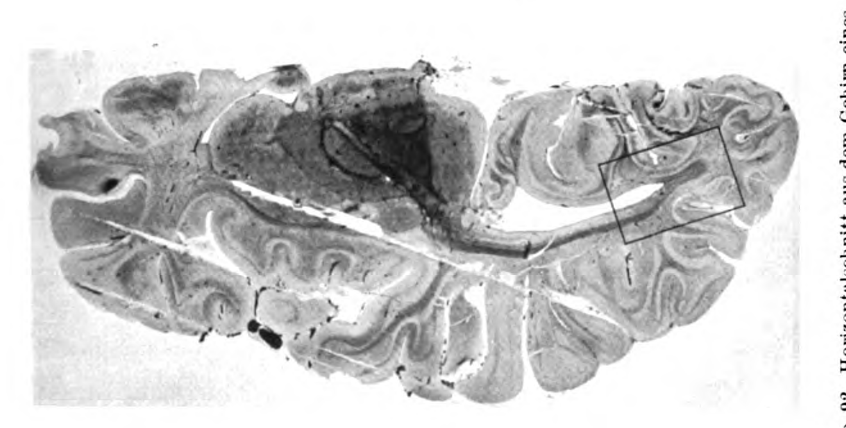


Abb. 92. Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines $1^3/_4$ Monate alten Kindes. Im retroventrikulären Markraum sieht man Sehbahnfasern halbzirkelförmig (× in Abb. 93) umkehren und rückläufig nach vorn ziehen.

und breitet sich dann medialwärts flächenhaft wie eine Flagge aus mit je einem Endzipfel nach der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina. Das Bild kommt zustande durch vertikal aufsteigende Fasern in den Raum zwischen Hinterhorn und dem Grunde der Fissura calcarina und wird hier begünstigt durch die relativ große Breite dieses Raumes. Die Situation ändert sich völlig einige

Schnitte davor und dahinter. Das mikroskopische Bild dieses flächenhaft ausgebreiteten Teiles der Sehstrahlung (Abb. 95) zeigt nun längs getroffene Fasern aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle nach der Unterlippe der Fissura calcarina (1), aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle schräg abwärts von links oben nach rechts unten bzw. vice versa (2), aus der Oberlippe der Fissura calcarina nach der medialen Ventrikelwand zu, in der Richtung von

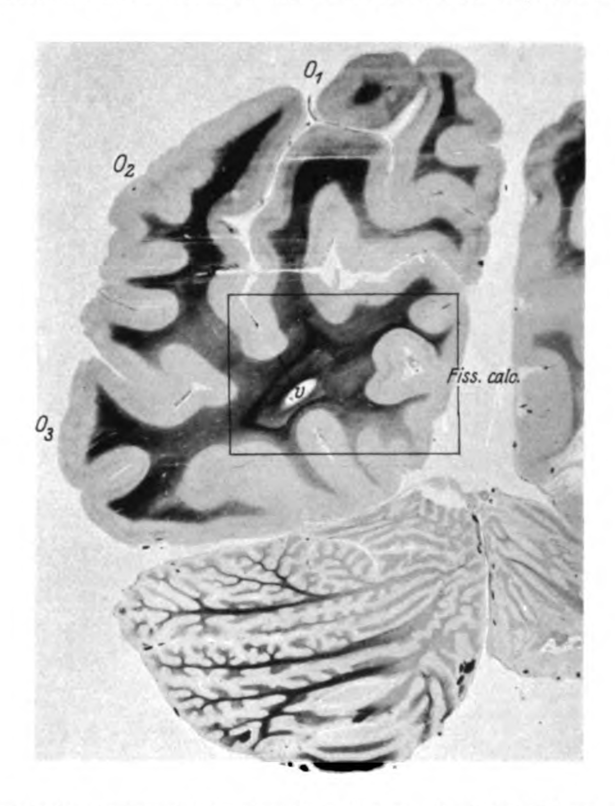


Abb. 94. Frontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen. Die Sehstrahlung umgibt kranzartig in einem gewissen Abstand das Hinterhorn des Ventrikels und breitet sich dann medialwärts flächenhaft wie eine Flagge aus mit je einem Endzipfel nach der Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina. Das Bild kommt zustande durch vertikal aufsteigende Fasern in dem Raum zwischen Hinterhorn und dem Grunde der Fissura calcarina und wird hier begünstigt durch die relativ große Breite dieses Raumes. Die Situation ändert sich völlig einige Schnitte davor und dahinter. fiss. calc. Fissura calcarina. v Ventrikel. O_1 O_2 O_3 Hinterhauptwindungen.

rechts oben nach links unten oder umgekehrt (3) und ferner vertikal gestellte Fasern (4), aber auffälligerweise kaum Fasern aus dem dorsalen Teil der Sehmarklamelle direkt nach der Oberlippe der Fissura calcarina. Ganz charakteristisch ist auch ein bevorzugt dichter Faserbelag des der Fissura calcarina zugekehrten Windungsabschnittes der Ober- (5) und Unterlippe (6). In bezug auf die letzte Bemerkung sei auf die Analogie mit anderen corticalen Sinnessphären hingewiesen. Der orale Abhang sowohl der hinteren Zentralwindung als auch der temporalen Querwindung des Schläfenlappens wird unverhältnismäßig früher markreif als der caudale Abhang. Am myelogenetischen Präparat sind daher lange Zeit die oralen Abhänge der temporalen Quer-

windung und hinteren Zentralwindung, ebenso wie die der Fissura calcarina zugekehrten Abhänge des Cuneus und Gyrus lingualis mit einem sehr viel dichteren Faserbelag versehen als angrenzende Nachbargebiete. Es ist gewiß interessant, daß diese Differenzierung hier im Gehirn des Erwachsenen noch sichtbar ist.

Es ist nunmehr die prinzipiell wichtige Frage zu beantworten, ob überhaupt Fasern aus der Sehstrahlung über das Hinterhorn des Ventrikels, d. h. entlang der lateralen bzw. dorsolateralen Zirkumferenz desselben in die Oberlippe der Fissura calcarina gelangen. In der Gratioletschen Strahlung verlaufen

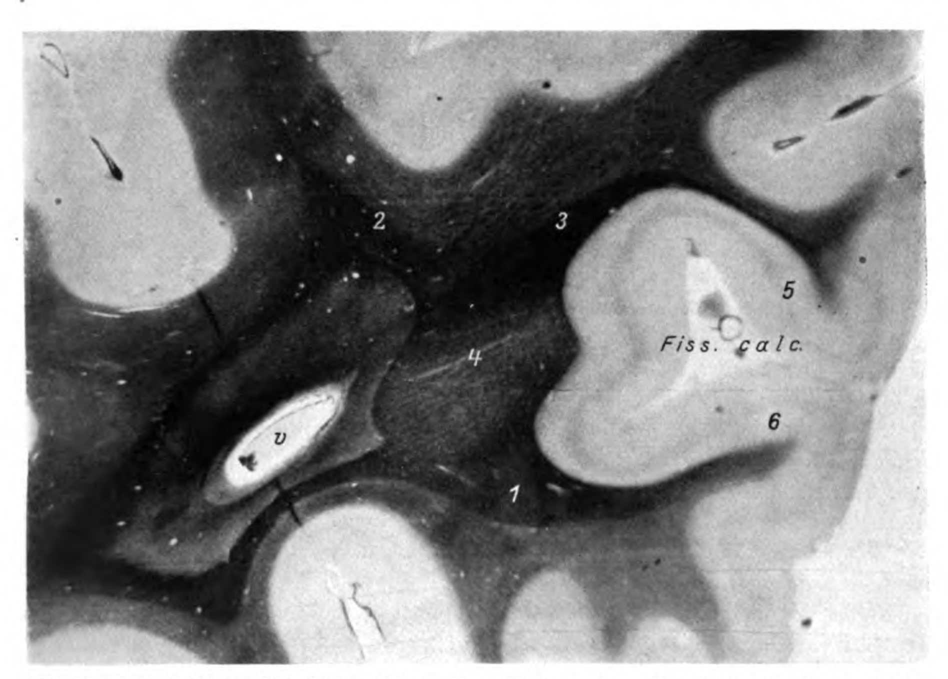


Abb. 95. Ausschnitt aus Abb. 94 in stärkerer Vergrößerung. Das mikroskopische Bild des flächenhaft ausgebreiteten Teiles der Sehstrahlung zeigt längs getroffene Fasern aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle nach der Unterlippe der Fissura calcarina (1), aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle schräg abwärts von links oben nach rechts unten (2), aus der Oberlippe der Fissura calcarina nach dem Ventrikel zu in der Richtung von rechts oben nach links unten (3) und ferner vertikal gestellte Fasern (4), auffälligerweise kaum Fasern aus dem dorsalen Teil der Sehmarklamelle direkt nach der Oberlippe der Fissura calcarina. Ganz charakteristisch ist auch ein bevorzugt dichter Faserbelag des der Fissura calcarina zugekehrten Windungsabschnittes der Ober- (5) und Unterlippe (6).

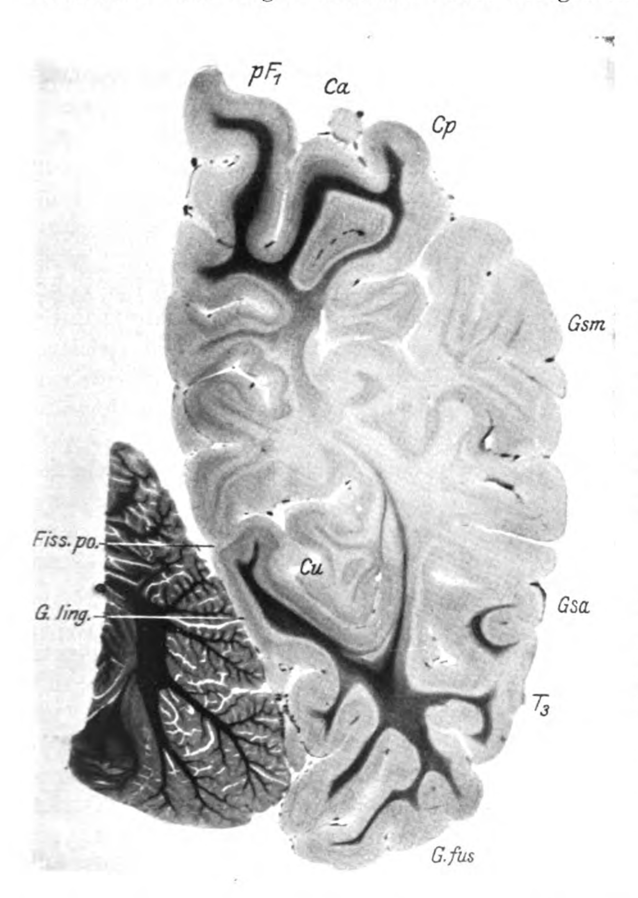
die Fasern der Sehmarklamelle parallel orientiert in sagittaler Richtung von vorn nach hinten. An irgendeiner Stelle müßten dann Fasern aus dieser lateral vom Ventrikel gelegenen Schicht winklig abbiegen, um über das Hinterhorn hinweg nach der Oberlippe der Fissura calcarina zu gelangen. Am besten müßte das der Frontalschnitt zeigen. In der Tat hat v. Stauffenberg in seinem Schema (Abb. 5) den Faserverlauf so eingetragen. Als Querschnittsfigur der Sehmarklamelle im Markraum des Hinterhauptlappens einen nach der Medianseite hin offenen Snellenschen Haken angenommen, der den Ventrikel umgreift, müßte danach auf dem Frontalschnitt der senkrechte Balken dieses Hakens in größerer Anzahl quer getroffene Fasern aufzeigen, wegen der dort vorherrschenden

sagittalen Faserrichtung, während die oben und unten ansetzenden Querbalken des Schnittbildes in mehr oder weniger längs getroffenen Fasern die direkte Einstrahlung nach der Ober- und Unterlippe erkennen lassen müßte, wenigstens wäre das nach dem v. Stauffenbergschen Schema zu erwarten. Das ist aber nun nachweislich nicht der Fall. Gerade in Frontalschnitten, wo das Querschnittsbild der Sehmarklamelle in der Form eines Snellenschen Hakens deutlich hervortritt, enthält der obere Querbalken massenhaft quer getroffene Fasern, so daß geradezu sicher ist, daß für die im senkrechten und oberen wagrechten Balken quergetroffene Fasern ein direkter Zusammenhang nicht besteht. Auch hat dieses hakenförmige Querschnittsbild im Frontalschnitt seine charakteristischen Eigenheiten. Die Verschmelzung des senkrechten Balkens mit dem unteren Querbalken ist in der ventrolateralen Ecke immer vollkommen. Dagegen variiert die dorsolaterale Ecke, also jene Stelle, wo der senkrechte Balken an den oberen Querbalken stößt, beträchtlich. Oft besteht in der oberen Ecke eine Lücke, oft eine Auflockerung der Faserschicht und oft ist eben diese Ecke nach oben hin zu einer langen Zipfelmütze ausgezogen, an deren dorsaler Spitze wiederum mehr Kontakt als Verschmelzung der beiden Balken des Hakens besteht. Die in das v. Stauffenbergsche Schema eingetragene Verlaufsform widerspricht also den tatsächlichen Verhältnissen. Auch ist in dem Schema gerade die interessanteste Stelle des Verlaufs weggelassen. Die für den caudalen Abschnitt der Fissura calcarina bestimmten Fasern liegen nach v. Stauffenberg in oralen Abschnitten der Gratioletschen Strahlung in der ventralen Etage. Plötzlich sieht man sie in horizontalem Verlauf in die Ober- und Unterlippe der Fissura calcarina einstrahlen. Wie sie dorthin gelangen, läßt das Schema aus, und doch ist eben das der springende Punkt. Ich war also wiederum auf eigene mikroskopische Untersuchungen angewiesen und nahm diese an der geschlossenen Frontalserie eines 7 Wochen alten Kindes vor, deren Färbung besonders gut gelungen war.

Nachdem der Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach oralen Abschnitten der Regio calcarina feststand, war meine Aufmerksamkeit ganz besonders eingestellt auf Faserabgabe unterwegs, d. h. vor Erreichung des Endziels am Occipitalpol. Aus folgendem Grunde. Wir kennen aus der pathologischen Anatomie Fälle, wo der dorsale Abschnitt der Sehmarklamelle in großer Ausdehnung zerstört war und doch keine Hemianopsie auftrat, so daß Henschen z. B. die Höhenausdehnung der Sehstrahlung auf wenige Millimeter und nur in der ventralen Etage der Gratioletschen Strahlung annehmen zu müssen glaubte. Nun zeigt ja Abb. 52 sehr deutlich die Möglichkeit, daß sich fast die gesamten Sehstrahlungsfasern förmlich in die ventrale Etage der Sehmarklamelle versacken können und der dorsale Saum derselben zu einer überaus dünnen Lamelle ausgezogen erscheint. Wenn nun dieser dünn ausgezogene dorsale Saum zerstört sein kann, ohne daß Hemianopsie auftritt, so wäre eine plausible Erklärung die, daß darin vorwiegend corticale Makulafasern verlaufen, deren Ausfall wegen der bestehenden Doppelversorgung symptomlos bleiben könnte. Der Einwand, daß eben der dorsale Saum überhaupt keine optischen Fasern enthalte, mag berechtigt erscheinen, solange der Stabkranz für den Gyrus fornicatus der Sehstrahlung noch untrennbar anliegt. Er wird aber hinfällig für den Teil des dorsalen Saumes, der nach Überschreiten des Joches der Fissura parieto-occipitalis den Markraum des Cuneus durchzieht. Wer bestreiten sollte,

daß es sich hier auch um optische Systeme handele, müßte gleichzeitig den Beweis für die anders geartete Dignität dieser Fasern erbringen. Auf die funktionelle Bewertung dieser Fasern als zum optischen System gehörig, wurde in der vorliegenden Untersuchung lediglich aus Verlaufsform und Endausbreitungsbezirk (Area striata) geschlossen.

Nun kennen wir die Ausdehnung der corticalen Macula nur vermutungsweise, aber klinisch hat sich doch wohl die Auffassung befestigt, daß caudale Abschnitte der Regio calcarina darin inbegriffen sind (Lenz, Wilbrand,



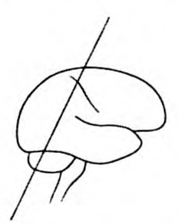


Abb. 96. Caudalwärts schräg abfallender Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines 3 Monate alten Kindes. Der Schnitt liegt hinter dem Balkensplenium und zeigt oben stark geschwärzt die vordere und hintere Zentralwindung (Ca und Cp), unten den parieto-occipitalen Markraum mit dem oralen Teil der Unterlippe der Fissura calcarina, wo ihr die Oberlippe noch nicht paarig gegenübersteht. Man sieht den Eintritt der Sehstrahlung in diesen Teil der Unterlippe der Fissura calcarina. In dem nach links oben hin offenen Winkel, den die Sehstrahlung dabei bildet, erblickt man eine operkularisierte Windung, den sehr häufig in die Tiefe versenkten Cuneusstiel (Cu). Aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle gleiten nach diesem Gyrus opertus hier längs getroffene Fasern (Makulafasern?) herab. Fiss. po Fissura parieto-occipitalis. G ling Gyrus lingualis. G fus Gyrus fusiformis. T_3 Dritte Schläfenwindung. Gsa Gyrus subangularis. Gsm Gyrus supramarginalis. pF_1 Fuß der ersten Stirnwindung.

Henschen), möglicherweise aber auch noch mehr oral gelegene Abschnitte der Fissura calcarina (Lenz). Ich hielt es nun nicht für ausgeschlossen, am myelogenetischen Präparat eruieren zu können, ob der dorsale Saum auf seinem Wege durch den Cuneus bereits „ausfranst" und den Ort wenigstens annähernd zu bestimmen, von dem an die Faserabgabe an die Rinde ganz sicher ist. Ich konnte nun noch folgendes feststellen.

Daß der dorsale Saum der Sehmarklamelle durch den parieto-occipitalen Markraum die Bahn einer nach oben gekrümmten Parabel beschreibt, habe ich bereits mehrfach abgebildet. Nach hinten stark ausbiegenden Anteilen der Taststrahlung dicht anliegend, wird die Sehstrahlung anscheinend zu hoch hinauf

geführt und muß dementsprechend nach dem Cuneus zu wieder steil abfallen. Etwa am Kulminationspunkt dieser Kurve, die meist noch vor dem Eintritt in den Markraum des Cuneus liegt, sieht man nun eine anfangs überaus zarte und dünne und caudalwärts zunehmende Faserschicht medialwärts spitzwinklig abgleiten. Die Fasern sind im oralen Abschnitt, wie schon gesagt, spärlich und der Beginn ihres Auftretens variiert. Unter Umständen kann aber schon der Cuneusstiel damit ausgestattet sein. Ich zeige das in Abb. 96 an dem caudalwärts schräg abfallenden Horizontalschnitt aus dem Gehirn eines 3 Monate alten Kindes. Der Schnitt liegt hinter dem Balkensplenium und zeigt oben stark geschwärzt die vordere und hintere Zentralwindung, unten den parieto-occipitalen Markraum mit dem oralen Teil der Unterlippe der Fissura calcarina, wo ihr die Oberlippe noch nicht paarig gegenübersteht. Man sieht den Eintritt der Sehstrahlung in diesen Teil der Unterlippe der Fissura calcarina. In dem nach links oben hin offenen Winkel, den die Sehstrahlung dabei bildet, erblickt man eine opercularisierte Windung, den sehr häufig in die Tiefe versenkten Cuneusstiel. Aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle gleiten nach diesem Gyrus opertus herab hier längs getroffene Fasern. Sollten das Makulafasern sein? Der Abstieg setzt sich caudalwärts fort und führt letzten Endes zu einem Querschnittsbild der Sehmarklamelle in Form eines Snellenschen Hakens. Häufiger gleicht aber die Querschnittsfigur einem kleinen lateinischen „s“ in Schreibschrift, dessen Aufstrich zunehmend kürzer wird und eigentlich von Anfang an dem Furchengrunde, also der tiefsten Stelle der Fissura calcarina, zustrebt. Wenn der Aufstrich in der Querschnittsfigur sehr kurz geworden ist, liegt auch der Vergleich mit einem „j“ sehr nahe, zu dem nur noch der Punkt fehlt. Den kontinuierlichen Zusammenhang jener absteigenden Fasern mit dem Furchengrunde der Fissura calcarina erweisen die Frontalschnitte aus dem Gehirn eines 7 Wochen alten Kindes sehr gut, die ich in den Abb. 97 bis 101 abbilde. In Abb. 97 sieht man das Herantreten der aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle abgesunkenen Fasern an den Furchengrund der Fissura calcarina, so daß das Hinterhorn, bzw. dessen Ependymfortsatz, von der Sehstrahlung völlig eingehüllt erscheint. Der mehr polwärts gelegene Frontalschnitt in Abb. 98 aus demselben Gehirn zeigt das spitzwinklige Abgleiten von Fasern aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle in den Spalt des Markraumes hinein, der sich zwischen den Furchengrund der Fissura calcarina



Abb. 97. Frontalschnitt aus dem Hinterhauptlappen eines 7 Wochen alten Kindes. Rechte Hemisphäre. Herantreten der aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle abgesunkenen Fasern an den Furchengrund der Fissura calcarina (Makulafasern?).

und dem Ventrikel, bzw. dessen Ependymfortsatz, befindet. Ich rede absichtlich von einem Abgleiten und nicht von einem Abzweigen, weil in dem Aufstrich dieses „s“förmigen Querschnittsbildes massenhaft quer getroffene Fasern zwischen kürzeren und längeren Faserstutzen eingelagert sind. Ganz auffällig ist nur das ablehnende Verhalten dieser Fasern gegenüber dem Markraum der Oberlippe der Fissura calcarina. Wenn überhaupt von da aus Fasern in den Markraum der Oberlippe der Fissura calcarina hinein ihren Verlauf nehmen, so kann dieser Faseranteil nur gering sein, denn ich konnte ihn in meinen Fällen nicht sicher auffinden.

Um so einwandfreier ließ sich aber auf Parallelschnitten der Zusammenhang der aus dem dorsalen Saum abgleitenden Fasern mit dem Furchengrund der Fissura calcarina erweisen. Der vergrößerte Ausschnitt aus Abb. 98 zeigt diesen Abstieg der Fasern sinnenfällig und gleichzeitig ausgebreitete Faserzüge aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle nach der Unterlippe der Fissura calcarina. Weiter polwärts gelegene Parallelschnitte geben über nähere Einzelheiten Aufschluß. In Abb. 100 sieht man das ursprüngliche „s“ der Querschnittsfigur in ein „j“ verwandelt. Aber auch hier drängen noch Fasern aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle in den Markraum zwischen Ventrikelfortsatz und Furchengrund der Fissura calcarina hinein. Sie werden spitzwinklig überkreuzt von Fasern, die sich eben dorthin aus der Oberlippe der Fissura calcarina verfolgen lassen. Der Rinde der Fissura calcarina dicht aufgelagert ist eine dürftige Schicht Bogenfasern aus der Unterlippe nach der Oberlippe und vice versa. In der Oberlippe ist die der Fissura calcarina zugekehrte ventrale Hälfte des Markraums viel markreicher ausgestattet als die dorsale Etage desselben. Es zeigt sich hier dasselbe Bild wie in bestimmten myelogenetischen Entwicklungsstadien bei der hinteren Zentralwindung, wo auch die dem Sulcus centralis zugekehrte Hälfte des Markraums sehr viel früher markreif angetroffen wird als die dem Sulcus postcentralis anliegende Markraumhälfte, und wo man dann zuerst vom hinteren Abhang der hinteren Zentralwindung entspringende Balkenfasern entstehen sieht, dasselbe Bild, welches man ferner auch in einem bestimmten Entwicklungsstadium — ich habe es anderorts abgebildet — bei der temporalen Querwindung vorfindet, wo die orale Hälfte des Markraums in der Reife voraneilt und man am caudalen Abhang der Querwindung Balkenfasern entspringen sieht, die mit der Füllung des restlichen Markraums den Anfang machen. Ich möchte diese Analogie besonders unterstreichen, da die



Abb. 98. Frontalschnitt aus dem Hinterhauptlappen desselben 7 Wochen alten Kindes. Rechte Hemisphäre. Schnitt durch den Ependymzapfen des Hinterhorns. Abgleiten von Fasern aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle in den Spalt des Markraums hinein, der sich zwischen dem Grunde der Fissura calcarina und dem Ventrikel bzw. dessen Ependymfortsatz befindet (Makulafasern?).

Myelogenese hier einen Hinweis auf die Einheitlichkeit des Baues der Sinnessphären zu enthalten scheint. Im vorliegenden Präparat sieht man aus der dorsalen Etage der Oberlippe der Fissura calcarina auffällig parallel ge-

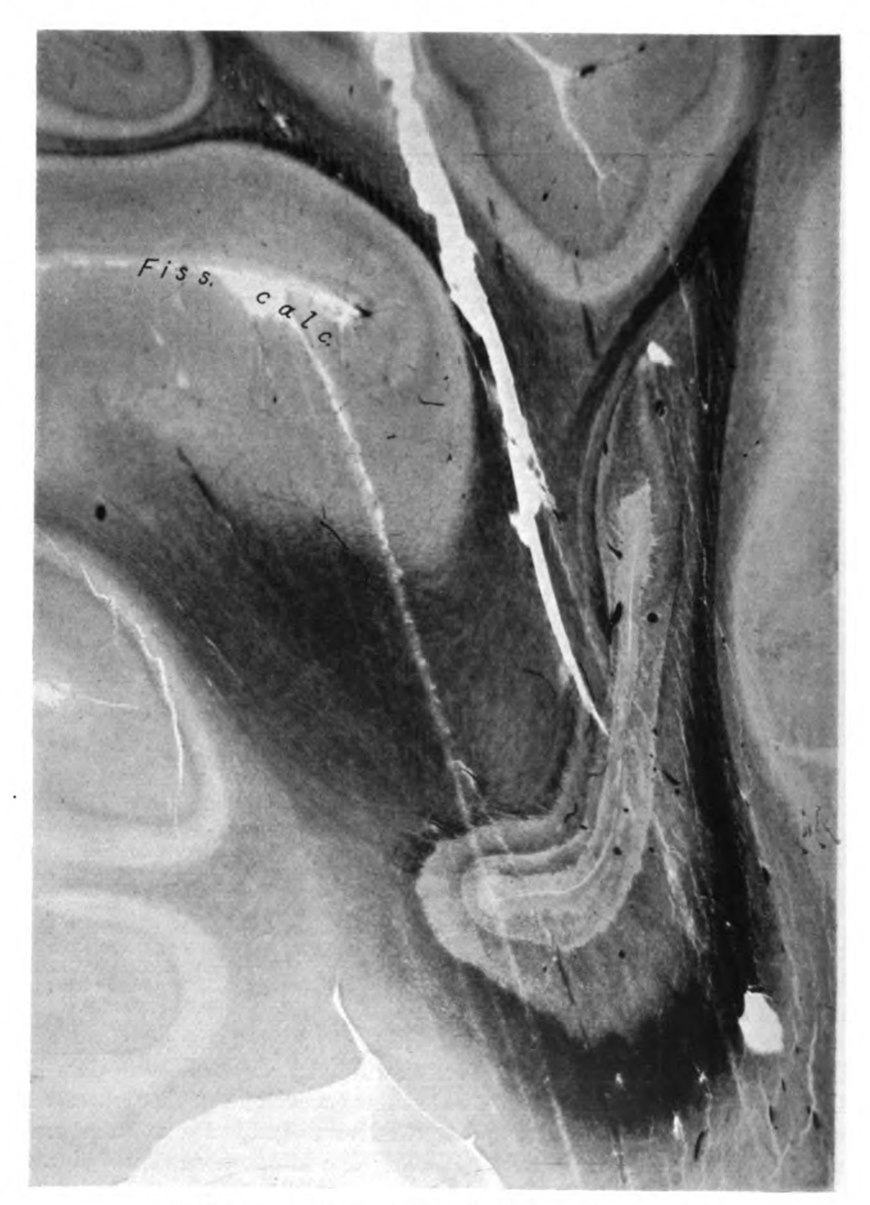


Abb. 99. Ausschnitt aus Abb. 98 in stärkerer Vergrößerung.

richtete, im mikroskopischen Gesichtsfeld borstensteif daliegende, äußerst feine Fasern nach der Sehstrahlung zu verlaufen, den Aufstrich des „s“förmigen Querschnittsbildes durchsetzen und sich in die Balkenschicht begeben. Das

gleiche Bild beherrscht auch die Faserstruktur der Unterlippe. Wegen des Faserreichtums der Unterlippe der Fissura calcarina gehen aber hier die Balkenfasern im Wirrwarr unter und treten erst deutlich beim Überschreiten der Sehstrahlung in ventralen Abschnitten hervor, wo sie dann auch in



Abb. 100. Frontalschnitt speziell durch die Sehstrahlung in der Gegend des Ependymfortsatzes (E) **vom Hinterhorn.** Aus dem gleichen Gehirn wie **Abb. 99,** mehr polwärts gelegen. Die aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle (ds) absteigenden Fasern verlaufen nicht nach der Oberlippe der Fissura calcarina. Sie steigen in den zwischen Ependymzipfel und Fissura calcarina gelegenen Markspalt herab und überkreuzen dabei spitzwinkelig die von dorther nach der Oberlippe aufsteigenden Fasern. vs Ventraler Saum der Sehmarklamelle.

die von der Sehmarklamelle eingehüllte Balkenschicht gelangen. Die aus dem dichten Teil der Oberlippe im Präparat auf großer Strecke längs getroffenen Fasern sieht man auf die Medianseite des Ependymfortsatzes vom Ventrikel zueilen und, der Konkavität desselben sich anpassend, im Bogen nach unten

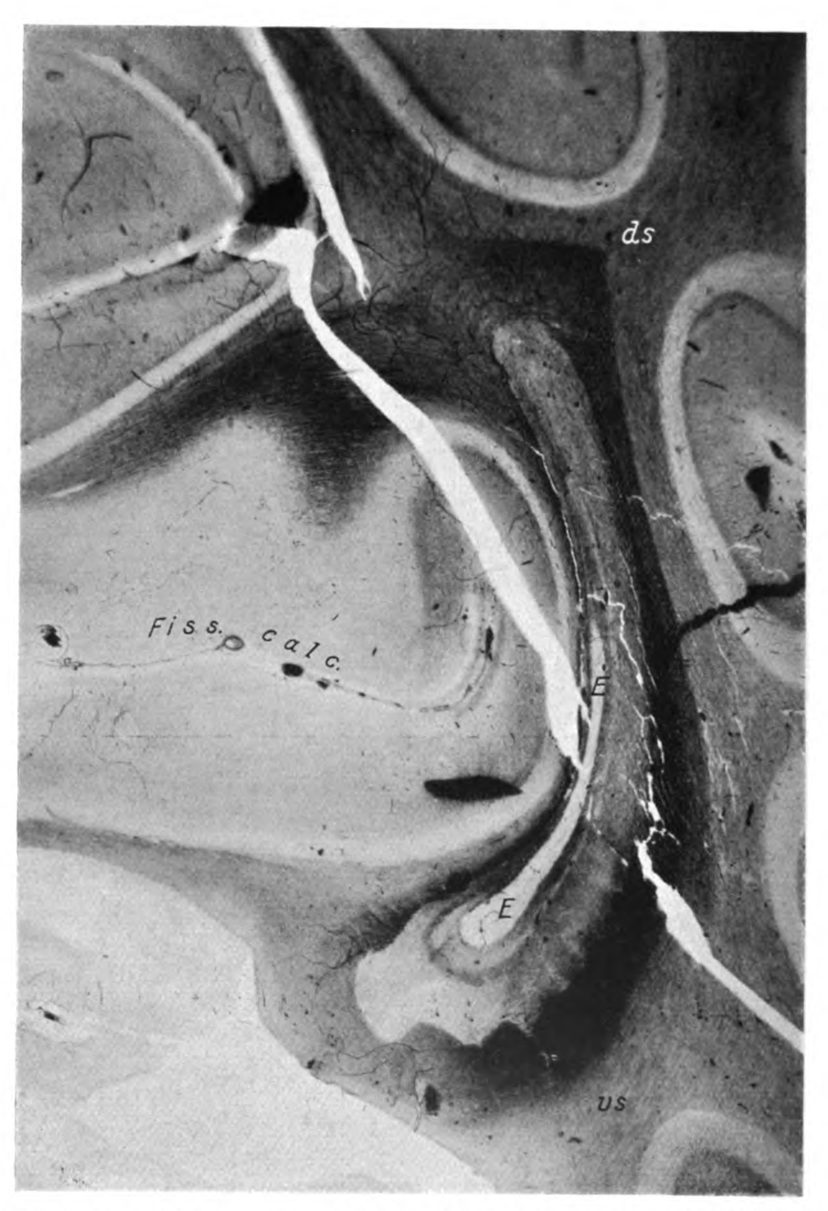


Abb. 101. Noch mehr polwärts gelegener Parallelschnitt zu dem Frontalschnitt in Abb. 100. Die aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle stammenden Fasern beschreiben halbzirkelförmige Kurven, um in den Markraum zwischen Ependymfortsatz des Hinterhorns und der Fissura calcarina zu gelangen, welchem die Faserversorgung aus der Oberlippe gleichfalls hier ganz sinnenfällig zustrebt. dS und vS Dorsaler und ventraler Saum der Sehmarklamelle. E Ependymfortsatz des Ventrikels.

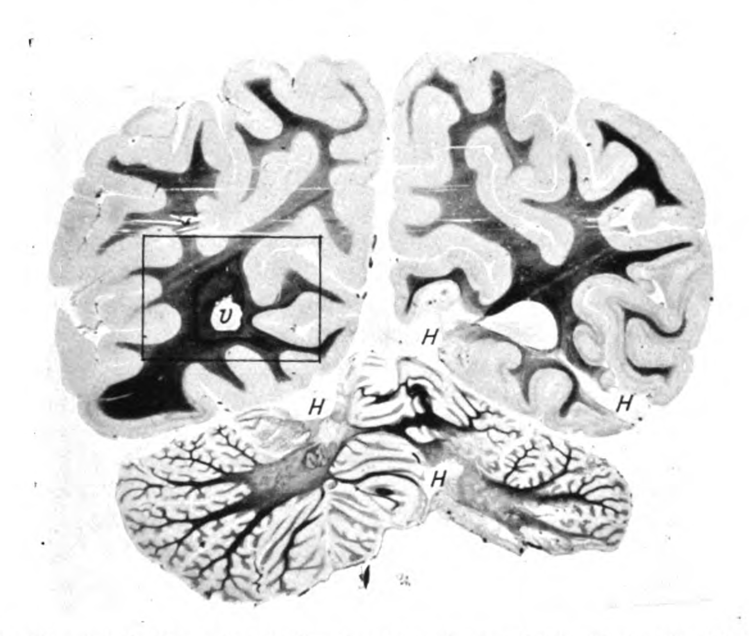


Abb. 102. Bifrontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen. Linke Hemisphäre intakt. Rechts im Kleinhirn und an der Medianseite des Occipitalhirns (Fiss. calc.) je ein Herd (H). v Ventrikel.

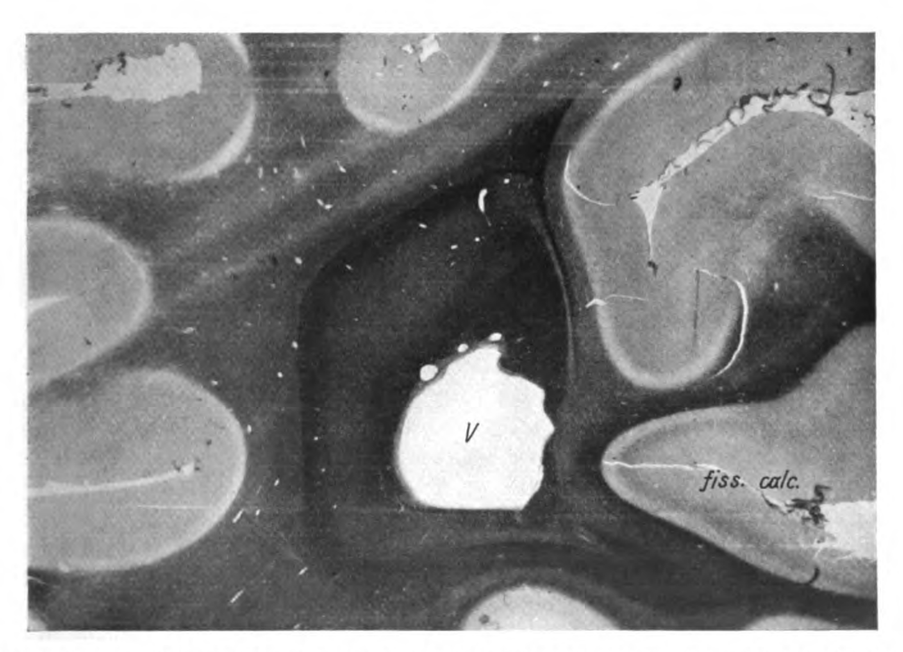


Abb. 103. Ausschnitt aus Abb. 102 in stärkerer Vergrößerung. Abstieg von Fasern aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle nach dem Furchengrunde der Fiss. calc. (Makulafasern derselben Seite?). Lateral anliegend degenerierte Schicht in paralleler Verlaufsweise (Makulafasern der gekreuzten Seite?). v Ventrikel.

ziehen. Sie sind ventralwärts vom Furchengrund der Fissura calcarina noch auffindbar. Ihre Verlaufsrichtung, entlang der Medianseite des Ventrikels, nach der ventralen Etage der Sehstrahlung ist auf dem Parallelschnitt in Abb. 101 zu ersehen, wo sie auch ventral vom Furchengrund wieder längs getroffen auftauchen. Wiederum schließt das Präparat eine Verwechselung mit Bogenfasern aus. Es ist danach aber auch nicht wahrscheinlich, daß es sich um Balkenfasern handelt, denn der Verlauf der Balkenfasern geht ja nebenher und ist gar nicht zu verkennen. Ganz sinnenfällig ist hier die Überkreuzung dieser Fasern mit halbzirkelförmig gekrümmten Fasern aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle, die ebenfalls dem Markraum medial vom Ventrikel zustreben und auch hier offenbar nach dem Furchengrund verlaufen. Es steht so viel fest, daß, wenn man schon diesen Aufstrich des „s“förmigen Querschnittes als den eingerollten Rand einer Sehmarklamelle mit hufeisenförmigem Eintritt in den Cortex auffassen wollte, die ihm zugemutete völlige Faserausstattung der Oberlippe ganz so einfach nicht zu erweisen ist. Ich hege ernsten Zweifel, ob diese Vorstellungsweise überhaupt noch haltbar ist, wo man danach doch eher im Präparat einen Faserverlauf in nach oben (und nicht nach unten) konkavem Bogen aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle nach der Oberlippe der Fissura calcarina erwarten sollte. Aber selbst wenn, ganz abgesehen von der Versorgung des Furchengrundes mit Fasern aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle, die ich für anatomisch erwiesen halte, aus dem dorsalen Saum auch noch die Faserversorgung der ganzen Oberlippe der Fissura calcarina abzweigen sollte, so stünden wir doch in der Doppelversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina mit Fasern sowohl aus der dorsalen — sehr zweifelhaft — und ventralen Etage der Sehmarklamelle vor einem Problem, das der Lösung noch harrt, während, wenn wir die aus dem dorsalen Saum nach dem Furchengrunde der Fissura calcarina abgleitenden Fasern als Makulafasern ansprechen dürften, die widersprechendsten pathologisch-anatomischen Befunde auf richtigen Beobachtungen beruhen könnten und gemeinsamen Gesichtspunkten sich unterordnen ließen. Ich habe mich hier auf eine anatomische Darstellung beschränkt, die Bestätigung oder Widerlegung erheischt.

6. Zur Leitungsrichtung der Fasern in den Sagittalstraten.

Wenn Flechsig in den Sagittalstraten die primäre und sekundäre Sehstrahlung unterschied, so tat er das vor allem mit Rücksicht auf die Leitungsrichtung dieser Systeme, die er entgegengesetzt annahm. Darin hat Flechsig recht behalten. Zur Widerlegung des Grundirrtums, daß das Stratum sagittale internum die Radiatio optica propria (v. Monakow), also die sensorisch optische Zuleitung zur Rinde enthalte, nehme ich Gelegenheit, noch einen pathologisch-anatomischen Fall zu demonstrieren, der in besonders klarer Weise Aufschluß über die Leitungsrichtung gibt. Es handelt sich um den Fall Gründler, den anderorts (Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 22. S. 146) bereits Nießl v. Mayendorf klinisch und hirnpathologisch gewürdigt hat. Die Zeichnungen für die hier abgebildeten Präparate hat mir Herr Geh. Rat Flechsig in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt. Die Klinik des Falles und den Sektionsbefund skizziere ich ganz kurz wie folgt:

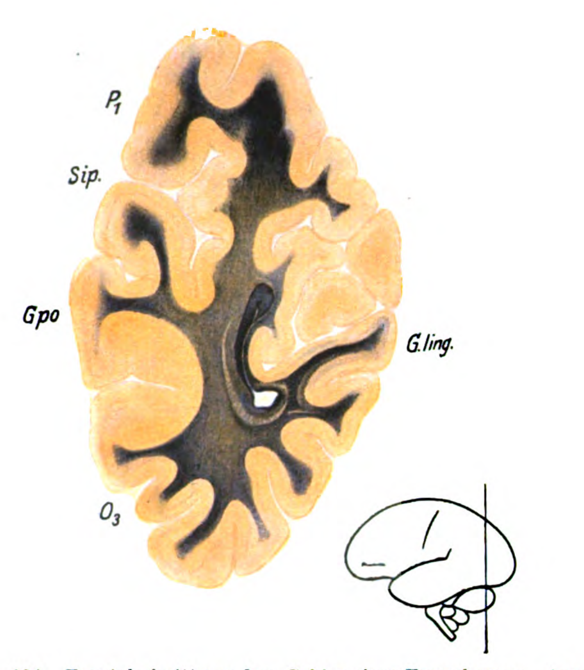


Abb. 104. **Frontalschnitt aus dem Gehirn eines Erwachsenen. Ausgedehnte** sekundäre Degeneration der primären Sehstrahlung, die ganz vorwiegend im Stratum sagittale externum liegt als Folge eines oral von diesem Schnitt gelegenen Herdes in T_2 und A, welcher die corticopetale Sehleitung größtenteils unterbricht. Fast völlige Unversehrtheit des Stratum sagittale internum, das v. Monakow als Radiatio optica propria bezeichnet hat, dessen corticofugale Leitungsrichtung aber eben durch das vorliegende Präparat bewiesen wird. Gut erhaltene Balkenschicht (Tapetum). P_1 Gyrus parietalis superior. Sip Sulcus interparietalis. Gpo Gyrus parieto-occipitalis. O_3 Gyrus occipitalis inf. Gling Gyrus lingualis.

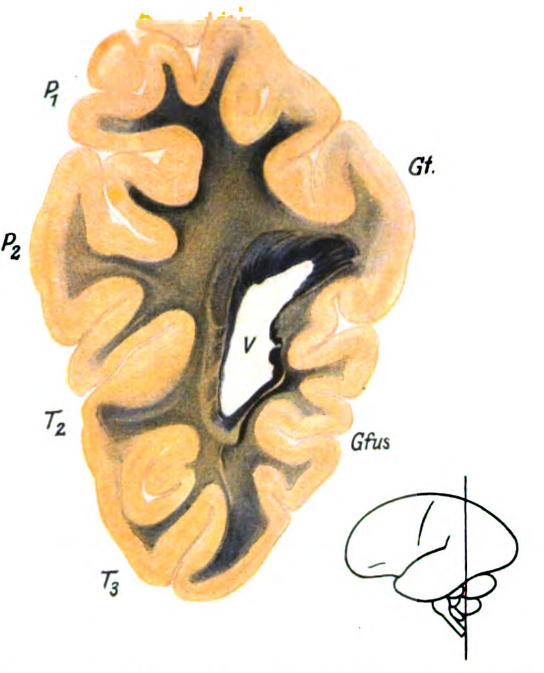
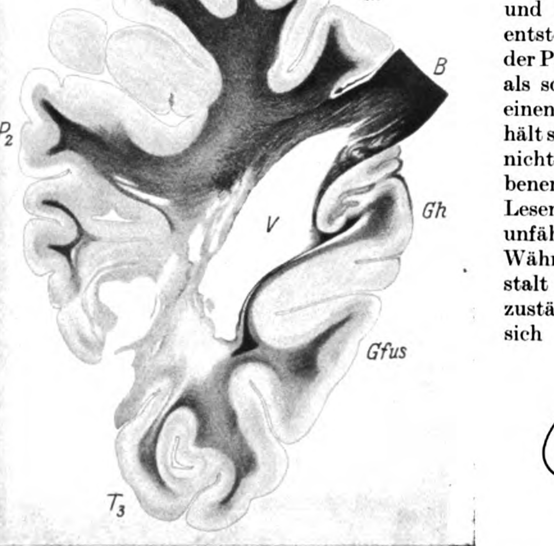


Abb. 105. Dem Herde näher gelegener Parallelschnitt zu Abb. 104. Ausgedehnte sekundäre Degeneration im Stratum sagittale externum und polygonaler Felder (durchtretende Balkenbündel) im Stratum sagittale internum sowie streifenförmiger Faserausfall im Tapetum. Geringe Reste der Sehmarklamelle in ventromedialen Abschnitten. P_1 P_2 Oberes und unteres Scheitelläppchen. T_2 T_3 Zweite und dritte Schläfenwindung. Gfus Gyrus fusiformis. Gf Gyrus fornicatus. v Ventrikel.

Die 48jährige verheiratete Frau wurde im Oktober 1899 nach der Nervenklinik verbracht, weil sie in der letzten Zeit körperlich und geistig verfallen war. Sie konnte nicht mehr arbeiten, war depressiv verstimmt, redete irre und litt seit Jahresfrist an epileptiformen Krampfanfällen. Die Anfälle begannen in der Regel mit Zuckungen in den Fingern der rechten Hand, hierauf krampfte diese, später der Arm und schließlich die ganze rechte Seite. Dann verlor die Kranke das Bewußtsein. Sie wurde blau im Gesicht, ließ Urin unter sich und biß sich in die Lippe. An den letzten Anfall hatte sich ein Dämmerzustand von 14 Tagen angeschlossen.

Die Untersuchung ergab prompte Reaktion der Pupillen auf Licht und Konvergenz. Facialisdifferenz zu Ungunsten der rechten Seite. Die rechte Hälfte der Zunge sah breiter aus als die linke.

Psychisch machte die Patientin einen stumpfen Eindruck. Beim Nachsprechen schwieriger Worte hochgradiges Silbenstolpern und Auslassen ganzer Silben. Die Wortfindung schien sehr erschwert und die Spontansprache paraphasisch entstellt. Finger, Ring, Hand, Decke der Patientin vorgehalten, werden richtig als solche erkannt. Hingegen nennt sie einen Bleistift Finger, einen Finger aber hält sie für ein Band. Dinge, die Patientin nicht sieht, vermag sie auch nicht zu benennen oder sich vorzustellen. Des Lesens erwies sich Patientin als ganz unfähig (litterale und verbale Alexie). Während des Aufenthaltes in der Anstalt traten zeitweise heftige Erregungszustände auf, die Krampfanfälle häuften sich und gingen auch auf die linke



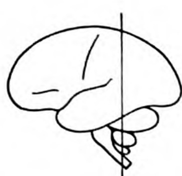


Abb. 106. Herd in seiner größten Ausdehnung. Unterbrechung der Strata sagittalia bis auf geringe Reste im ventromedialen Teil. P_1 P_2 Oberes und unteres Scheitelläppchen. T_3 Dritte Schläfenwindung. Pr Praecuneus. Gf Gyrus fornicatus. B Balken. Gh Gyrus hippocampi. Gfus Gyrus fusiformis. v Ventrikel.

Körperhälfte über, so daß Patientin nur in lichten Intervallen fixiert werden konnte. Die linke Pupille wurde weiter als die rechte. Unter zunehmender Verblödung und Entkräftung trat der Tod ein (Februar 1900).

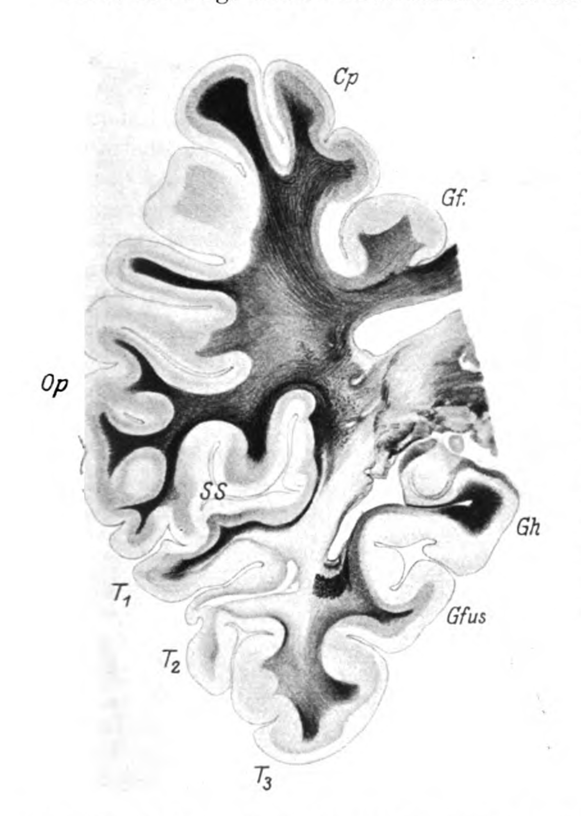
Zusammenfassend ergab der klinische Befund: Pupillendifferenz, einseitige Facialisparese, sensorisch-aphasische Störungen mit Andeutungen optischer sowie taktiler Asymbolie, epileptiforme Anfälle, fortschreitende Verblödung.

Die Diagnose wurde auf herdförmige Paralyse gestellt.

Die Sektion ergab einen alten umfangreichen Erweichungsherd in der linken Hemisphäre, in welchem die 2. Temporalwindung größtenteils aufging. Nach hinten stieg der Herd im Gebiet des Gyrus angularis empor und erreichte dort seinen maximalen Umfang. Die Destruktion hatte im wesentlichen das

Marklager betroffen, wo sie in der letzterwähnten Region eine fast vollständige Auflösung des Gewebes zwischen Rinde und Ventrikel herbeiführte. Die Gefäße boten die Veränderungen der Arteriosklerose. Um manche Capillaren fanden sich mikroskopisch feststellbare Erweichungsherde. Das konservierte Gehirn wurde in Frontalschnitte zerlegt und nach Weigert-Pal gefärbt.

Abb. 104 zeigt einen Frontalschnitt aus der linken Hemisphäre dieses Gehirns mit ausgedehnter sekundärer Degeneration der primären Sehstrahlung, die ganz vorwiegend im Stratum sagittale externum liegt und die Folge des oral von diesem Schnitt gelegenen Herdes in der 2. Temporalwindung und des Gyrus angularis ist. Die corticopetale Sehleitung ist größtenteils unterbrochen. Dabei zeigt sich aber nun eine fast völlige Unversehrtheit des Stratum sagittale internum, das v. Monakow als Radiatio optica propria bezeichnet hat, dessen corticofugale Leitungsrichtung aber eben durch das vorliegende Präparat bewiesen wird.



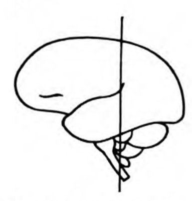


Abb. 107. Oral vom Herd gelegener Frontalschnitt. Fast völlige sekundäre Degeneration des Stratum sagittale internum (corticopetal leitende Systeme). Ansammlung der unversehrt gebliebenen Reste der Sehmarklamelle im ventralen Abschnitt des im übrigen total degenerierten Stratum sagittale externum. Hinzutreten neuer Fasern aus bzw. zu dem Gyrus hippocampi. Cp Hintere Zentralwindung. Gf Gyrus fornicatus. Gh Gyrus hippocampi. Gfus Gyrus fusiformis. Op Operculum. T_1 T_2 T_3 Schläfenwindungen. SS Sylvische Spalte.

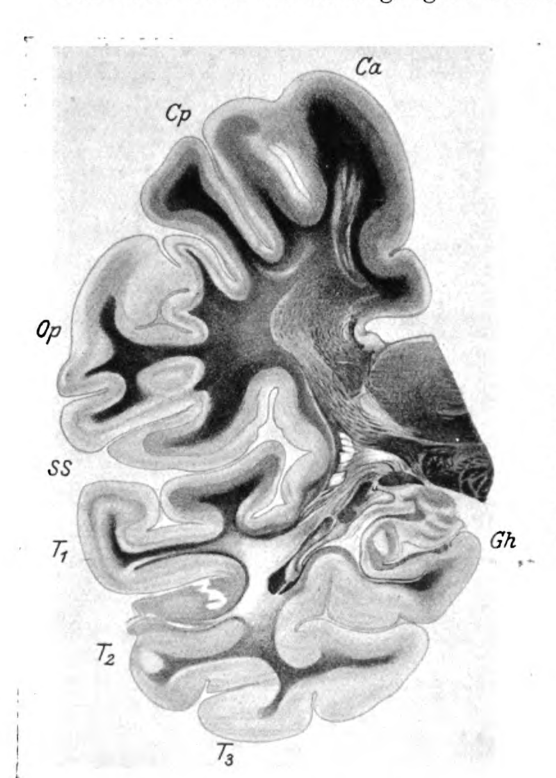
Abb. 105 gibt einen dem Herde näher gelegenen Parallelschnitt zu Abb. 103 wieder. Auf ihm sieht man eine ausgedehnte sekundäre Degeneration im Stratum sagittale externum und polygonale Felder (durchtretende Balkenbündel) im Stratum sagittale internum sowie einen streifenförmigen Faserausfall im Tapetum.

Abb. 106 zeigt den Herd in seiner größten Ausdehnung. Die Strata sagittalia sind bis auf geringe Reste im ventromedialen Teil völlig unterbrochen.

Abb. 107 bringt nunmehr einen oral vom Herd gelegenen Frontalschnitt. Im schroffen Gegensatz zu dem Befund in caudal vom Herd gelegenen Frontalschnitten beobachten wir hier eine völlige sekundäre Degeneration des Stratum

sagittale internum (corticopetal leitende Systeme). Im ventralen Abschnitt des im übrigen total degenerierten Stratum sagittale externum gewahren wir eine Ansammlung der unversehrt gebliebenen Reste der Sehmarklamelle. Gleichzeitig sieht man das Hinzutreten neuer Fasern aus bzw. zu dem Gyrus hippocampi.

Der noch weiter oralwärts gelegene Frontalschnitt in Abb. 108 geht nunmehr schon durch die temporale Querwindung (Hörwindung Flechsigs) und den äußeren Kniehöcker. Er zeigt den Aufstieg der restlichen Sehstrahlung in die dorsale Etage der Sehmarklamelle. Der ventromedial hinzutretende Stabkranz für den Gyrus hippocampi bleibt durch einen schmalen Degenerationsstreifen von der Sehstrahlung getrennt. Der dorsolaterale Abschnitt des äußeren Kniehöckers zeigt entsprechend den Strahlungsresten ein erhaltenes Fasernetz, während der dorsomediale Abschnitt völlig degeneriert ist.



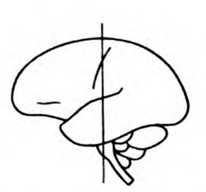
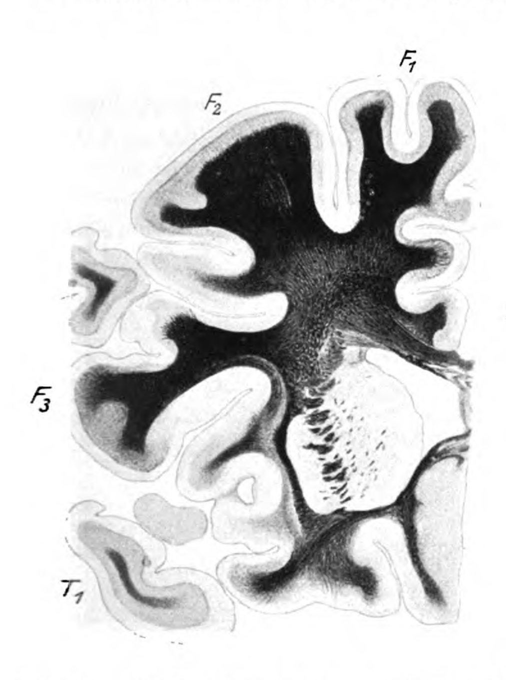


Abb. 108. Frontalschnitt aus dem gleichen Gehirn wie Abb. 106 durch temporale Querwindung und äußeren Kniehöcker. Aufstieg der restlichen Sehstrahlung in die dorsale Etage. Der ventromedial hinzutretende Stabkranz für den Gyrus hippocampi bleibt durch einen schmalen Degenerationsstreifen von der Sehstrahlung getrennt. Der dorsolaterale Abschnitt des äußeren Kniehöckers zeigt entsprechend den Sehstrahlungsresten ein erhaltenes Fasernetz, der dorsomediale Abschnitt ist völlig degeneriert. Ca, Cp Vordere und hintere Zentralwindung. Op Operculum. SS Sylvische Spalte. T_1 T_2 T_3 Schläfenwindungen. Gh Gyrus hippocampi.

Der letzte Frontalschnitt in Abb. 109 endlich liegt, abgesehen von einer geringen Aufhellung in der 2. Frontalwindung, außerhalb der Einflußsphäre des Herdes.

In Abb. 110 füge ich endlich noch einen Frontalschnitt aus dem Occipitalhirn eines gesunden Erwachsenen bei, der sinnenfällig die unendlichen Schwierigkeiten erkennen läßt, welche einer endgültigen Schematisierung des Verlaufes der Sehstrahlung entgegen stehen. Sicher ist, daß die mit dem Vicq d'Azyrschen Streifen versehenen Bezirke mit Sehstrahlungsfasern ausgestattet sind. Um dies zu realisieren, muß sich die Sehstrahlung fontäneartig ausbreiten. Unter Superposition zahlreicher Assoziations- und Balken-



fasern, die sich im Wettbewerb um ein gemeinsames Rindenareal mit den Sehstrahlungsfasern vielfach überkreuzen, vollzieht sich die Endausbreitung der Sehstrahlung durch einen im vorliegenden Falle kaum mehrere Millimeter breiten Markraum hindurch, so daß hier wohl jede Schematisierung aufhört.

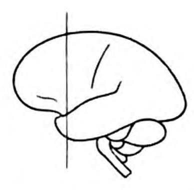


Abb. 109. Bis auf eine geringe Aufhellung in F_2, außerhalb der Einflußsphäre des Herdes gelegener Frontalschnitt aus dem gleichen Gehirn. F_1 F_2 F_3 Stirnwindungen. T_1 Erste Schläfenwindung.

7. Der Einfluß des Venenverlaufs auf die plastische Gestaltung der Hirnoberfläche am Occipitalpol.

Hirnneurologen und Ophthalmologen sind in gleicher Weise interessiert an der Variation der Oberflächengestaltung des Hinterhaupthirns insbesondere der Fissura calcarina. Das Bild von der Oberfläche der äußeren Konvexität des Hinterhauptlappens ist sehr wechselnd und eine vergleichend anatomische Homologisierung der einzelnen Windungen schwierig. Man nimmt eine Reduktion der Occipitalwindungen in der Phylogenese von 5 auf 3 an und erklärt als Rudimente überschüssiger Windungen die am Hinterhaupthirn so häufigen Opercularisierungen, wodurch Rindenteile inselförmig tief eingestülpt werden, um dort sogenannte Gyri occulti bzw. Gyri operti zu bilden. Es zeigt sich, daß dieser verwickelte Rindenbau plastisch deformierend auf die Sehmarklamelle einwirken

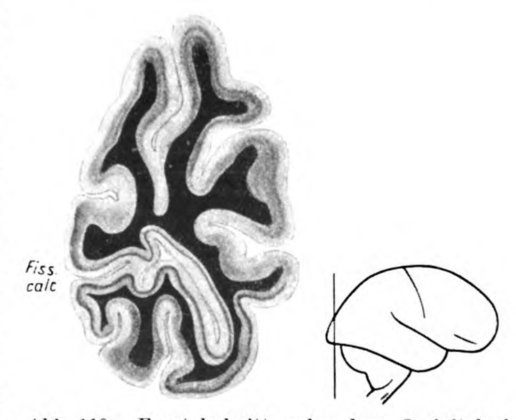


Abb. 110. Frontalschnitt nahe dem Occipitalpol aus dem Gehirn eines gesunden Erwachsenen, der die große flächenhafte Ausdehnung der Area striata (am Vicq d'Azyrschen Streifen kenntlich) zeigt und einen dementsprechenden verwickelten Verlauf der Sehstrahlung durch enge Markraumbrücken hindurch ermessen läßt.

und den Faserverlauf dann sehr verwickelt gestalten kann. Sichere makroskopische Anhaltspunkte dafür, wieviel vom Hinterhauptpol selbst und der angrenzenden Konvexität des Hinterhauptlappens noch mit der Area striata ausgestattet ist, gibt es im allgemeinen nicht. Fest steht, daß die Retrocalcarina ebenso Area striata birgt als die Calcarina, womit die durch v. Monakow eingeführte Zweiteilung wieder illusorisch wird. Großes Interesse haben nun jene Fälle beansprucht, wo die Fissura calcarina, welche an sich eine Medianfurche des Gehirns ist, im dorsalen Abschnitt hirtenstabförmig

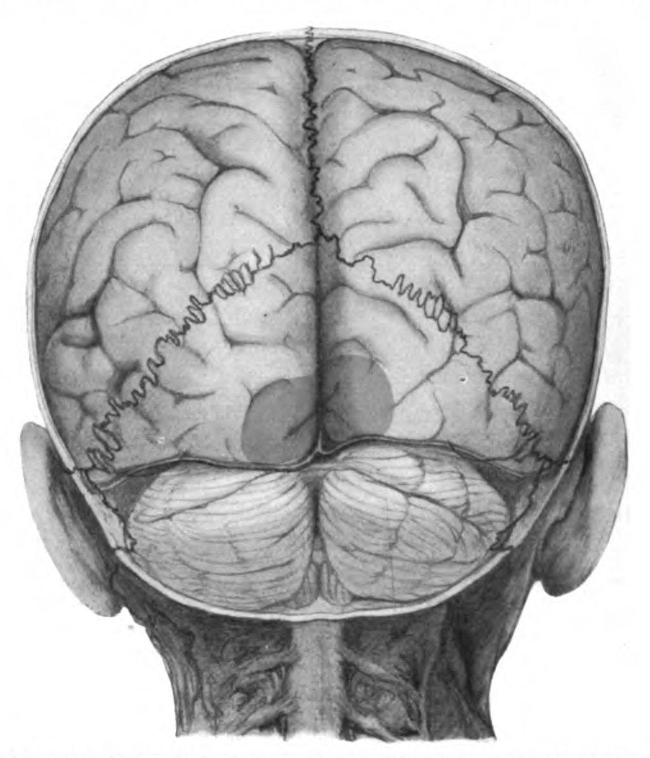


Abb. 111. Schädel eines mehrere Monate alten Kindes von hinten geöffnet. Corticale Sehsphäre (Bereich der Area striata) blau eingetragen. Normale Vorbedingungen für die leistenförmige Proliferation von Knochengewebe in den hirnfreien Schädelraum (Eminentia cruciata). Venenverlauf hiernach schematisch regelrecht. An der Basis des Kleinhirns sind die Kleinhirntonsillen deutlich zu sehen, die bei Hypertrophie sich an der Hinterhauptschuppe des Schädels als Fossulae occipitales (Lombroso) abformen.

über den Occipitalpol hinweg auf die äußere Konvexität des Gehirns übergreift und dann eine größere Wahrscheinlichkeit dafür besteht, daß auch dieser Kappenteil die Area striata enthält. Diese Polkappe ist hinsichtlich ihrer Ausdehnung nach der Konvexität hin in der Regel klein (Abb. 111), in Ausnahmefällen aber relativ groß. Brodmann hat sie besonders weit auf die äußere Konvexität sich erstreckend vorgefunden an den Gehirnen der Javaner und Hereros. Er hat daraus den Schluß gezogen, daß ein Hinübergreifen der Fissura calcarina über den Occipitalpol hinweg auf die äußere Konvexität des Hinterhaupthirns ein Merkmal niederer Rasse sei. Er folgte darin Ansichten, die vor ihm bereits von Elliot Smith über die Fellachs, von Hayashi und Nakamura über

die Javaner und von Flashman über die Australier geäußert worden waren. Neuerdings hat Landau diese Auffassung einer sachlichen Kritik unterzogen. Unbeschadet der Richtigkeit der Beobachtungen ist die Schlußfolgerung, daß diese Variante am Hinterhauptlappen ein Stempel der Inferiorität sei, nicht zutreffend. „Denn alle (diese) Autoren," sagt Landau ganz richtig, „haben als Dogma aufgestellt, daß bei den höheren Rassen die in Frage kommende Variation gar nicht vorkomme, oder wie es Brodmann für möglich fand zu behaupten, außerordentlich selten. Schon im Jahre 1912 bestritt ich diesen Standpunkt von Brodmann auf Grund meiner Beobachtungen an Estenhirnen; zur Stunde kann ich nun sagen, daß die in Frage kommende Variation gar nicht so selten zur Beobachtung gelangt am Europäerhirn. Ich persönlich habe das wahrgenommen an Estenhirnen, Schweizerhirnen, Israelitenhirnen und Franzosenhirnen, sowie an beiden Hemisphären von Bertillon fils. Es ist

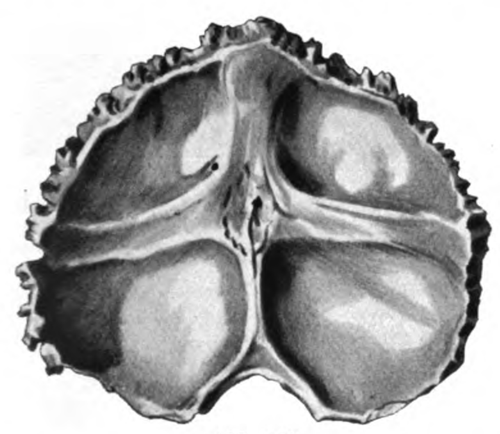


Abb. 112.



Abb. 113.

Abb. 112. Durch Anlagerung von Venen abgeplattete Eminentia cruciata an der Binnenfläche der Hinterhauptsschuppe eines Menschen nach Hiller. Vorhandensein von vier Kavitäten zur Aufnahme von je einem Großhirnhemisphären-Hinterhauptspol und je einer Kleinhirnhemisphäre. Lage des Torcular Herophili (Confluens sinuum) an der Kreuzungsstelle.

Abb. 113. Beschaffenheit der Oberfläche des Gehirns bei normaler Lage des Confluens sinuum (×).

also unmöglich für mich, die noch näher zu untersuchende Variation am Hinterhauptlappen als Stigma der Inferiorität aufzufassen." Ich selbst habe diesen Typus bei Mitteldeutschen gefunden und Retzius bildet ihn an Schwedengehirnen ab.

Es ist ferner nicht so, wie einige Forscher annahmen, daß die Hirnfurchen für die Lokalisation der Sinnessphären bedeutungslos seien. Wenn ihr Wert auch nur in einer gröberen Orientierung besteht, so haben sie doch eben diesen Wert. Die Area striata ist über das Calcarinagebiet ausgebreitet, wobei es letzten Endes belanglos ist, ob der Furchengrund die horizontale Halbierungslinie darstellt oder nicht. Wieviel von der Oberlippe und Unterlippe dazu gehört, ist nur histologisch zu erweisen, aber wir begehen doch kaum noch einen Fehlgriff, wenn es gilt, aus einem menschlichen Gehirn ein Rindenstück zu entnehmen, an dem histologisch die Area striata sichtbar gemacht werden soll. Fälle, wo etwa die Oberlippe der Fissura calcarina ganz frei von der Area striata gefunden wurde, sind doch äußerst selten. Über die Variation der Fissura calcarina

liegen umfangreiche Untersuchungen aus neuester Zeit von Landau vor, wo auch die Literaturzusammenstellung bis auf die Gegenwart nachzuschlagen ist. Ich kann seine Angaben im allgemeinen bestätigen. Bei der Durchsicht meines Materials fielen mir indes am Hinterhauptpol plastisch stark vorspringende

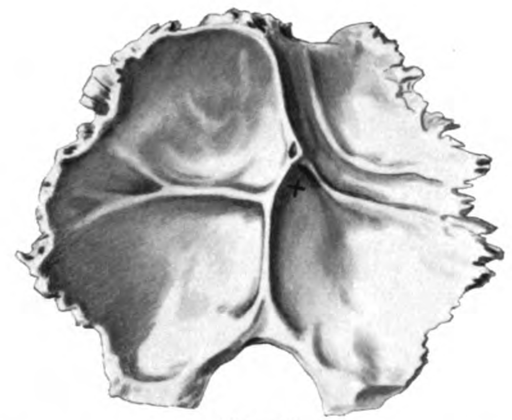


Abb. 114.



Abb. 115.

Abb. 114. Widerspiegelung einer Venenvariation am Schädel nach Sturm - Hoefel. Rinnenbildung an der Hinterhauptsschuppe. Aufnahme fast des gesamten Venenblutes aus dem Sinus longitudinalis in den Sinus transversus sinister. Bei × Anlagerung des caudalsten Abschnittes der Unterlippe der Fissura calcarina.

Abb. 115. Der gleichen Variation wie in Abb. 114 entsprechende Venenrinnen am Hinterhaupthirn des Menschen. Bei × Unterlippe der Fissura calcarina.

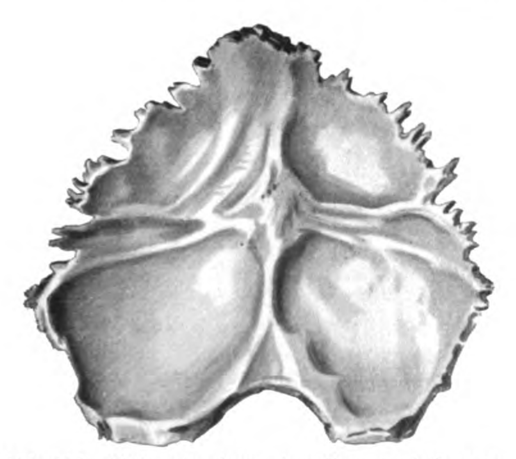


Abb. 116. Widerspiegelung einer Venenvariation am Schädel nach Hiller. Rinnenbildung an der Hinterhauptsschuppe.



Abb. 117. Der gleichen Variation wie in Abb. 116 entsprechende Rinnenbildung am Hinterhaupthirn des Menschen.

Höcker und Protuberanzen auf, von denen ich anfangs nicht recht wußte, ob ich sie als Formvarietäten oder als pathologische Mißbildungen ansprechen sollte. Oft waren es kleine, der Unterlippe der Fissura calcarina zugehörige Läppchen von Kirschen- bis Haselnußgröße durch Rinnen von einer Tiefe, daß man einen Bleistift hätte hineinlegen können, von dem übrigen Großhirn

geschieden. Die Nachforschung ergab, daß der Venenverlauf einen solchen plastisch formierenden Einfluß auf die Oberflächengestaltung des Hinterhaupthirns hat.

Am normalen Schädel zeigt die Innenfläche der Hinterhauptschuppe bekanntlich die Eminentia cruciata. Die Bildung dieser Cristae ist begreiflich durch die Möglichkeit des Hineinwucherns der Knochensubstanz in die Mantelspalte, also zwischen die beiden Großhirnhemisphären, dann zwischen die Kleinhirnhemisphären und endlich beiderseits in den Spalt zwischen Groß- und Kleinhirn. Das Kreuz hebt sich oft ab wie die Rippen im gotischen Gewölbe, oft sind die kreuzbildenden Cristae aber auch abgeplattet (Abb. 112) oder gar rinnenförmig vertieft. Das hängt mit den ihnen aufliegenden Hirnvenen zusammen. Von oben herunter kommt die große Sichelvene (Sinus longitudinalis), im Schnittpunkt des Kreuzes liegt der Confluens sinuum (Torcular Herophili) und beiderseits zweigt je ein Sinus transversus ab. Wenn die nach unten ziehende Crista, die zwischen den beiden Kleinhirnhemisphären eingebettet liegt, auch abgeplattet oder wie Lombroso es für das Verbrecher-



Abb. 118. Hohe Teilung des Sinus longitudinalis, Einlagerung der Sinus transversi in die caudalen Abschnitte der Fissura calcarina, Auseinanderdrängung der Lippen derselben am Occipitalpol und Hinüberdrängen des unteren Schenkels des Spornteils auf die äußere Konvexität des Gehirns.

gehirn als typisch erachtete, zu einer Fossula occipitalis ausgehöhlt erscheint, so ist dies meist die Folge der Auflagerung des Wurmes vom Kleinhirn. Im letzten Falle hätten wir dann an der Binnenseite des Schädels fünf vom Gehirn erzeugte Impressionen: Je eine Exkavation für die Hinterhauptspole, je eine Exkavation für die beiden Kleinhirnhemisphären und eventuell noch eine Exkavation für den Wurm. Bekanntlich variiert das aber sehr. Hier soll dieser Verhältnisse nur so weit gedacht werden, als sie ihr Spiegelbild in der durch den Venenverlauf bedingten Rinnenbildung an der Oberfläche des Hinterhauptpols finden.

Abb. 111 zeigt den Schädel eines mehrere Monate alten Kindes von hinten geöffnet. Die Suturen sind ihrer Lage nach eingezeichnet. Das Bereich der corticalen Sehsphäre (Area striata) ist blau eingetragen. Das Präparat bietet normale Vorbedingungen für die leistenförmige Proliferation von Knochengewebe in den hirnfreien Schädelraum (Eminentia cruciata). Der Venenverlauf ist hiernach schematisch regelrecht anzunehmen. An der Basis des Kleinhirns treten deutlich die Kleinhirntonsillen hervor, die bei Hypertrophie sich an der Hinterhauptschuppe des Schädels als Fossulae occipitales (Lombroso) abformen.

Abb. 112 weist die durch Anlagerung von Venen zustande gekommene Abplattung der Eminentia cruciata an der Binnenfläche der Hinterhauptschuppe auf und die durch die kreuzbildenden Cristae entstehenden Gruben zur Aufnahme

der Hinterhauptpole und der beiden Kleinhirnhemisphären. Die Lage des Torcular Herophili (Confluens sinuum) ist an der Kreuzungsstelle.

Abb. 113 gibt dieselben normalen Verhältnisse wie die Abb. 111 auf einem Sagittalschnitt durch das Gehirn wieder. Für den Sinus rectus ist ein Spalt vorgebildet zwischen Kleinhirn und Basis des Occipitalhirns. Die Spornform der Fissura calcarina ist gut ausgeprägt. An der lateralen Abdrängung des unteren Astes der gabelförmigen Aufteilung der Fissura calcarina am Occipitalpol gibt sich bereits die Lage des in dieser Richtung verlaufenden Venenastes kund.

Abb. 114 zeigt Rinnenbildungen an der Binnenseite der Hinterhauptschuppe, die durch Venendruck hervorgerufen wurden. Man kann daraus schließen, daß die Aufnahme fast des ganzen Venenblutes aus dem Sinus longitudinalis in den Sinus transversus sinister erfolgte.

In Abb. 115 sieht man der gleichen Variation entsprechende Venenrinnen am Hinterhaupthirn des Menschen. Solche Rinnenbildungen kommen sicher häufiger vor als man anzunehmen geneigt sein könnte. Man muß bedenken, daß die zur Zeit übliche Sektionstechnik diesen Verhältnissen deshalb wenig Beachtung geschenkt hat, weil die das Venensystem einschließende Dura mater fast regelmäßig im Schädel zurückbleibt. Gefäßinjektionen vor Entnahme des Gehirns aus dem Schädel — ich konnte 43 derart vorbehandelte Hemisphären im Pathologischen Institut der Universität Leipzig (Dir. Prof. Hueck) studieren — beweisen das überaus häufige Vorkommen solcher Venenrinnen am Gehirn, und zwar speziell in der Occipitalgegend.

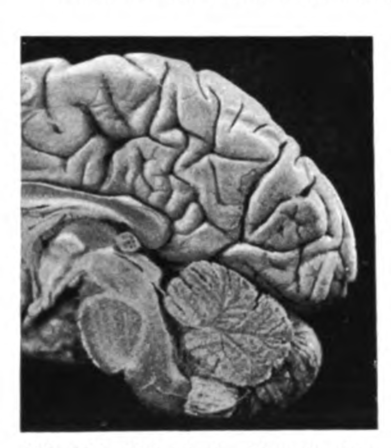


Abb. 119. Abdruck des Sinus longitudinalis entlang der dorsalen Begrenzung der Medianseite des Hinterhaupthirns. Verhinderung des Übertrittes der Fissura calcarina auf die äußere Konvexität des Gehirns und dadurch bedingte Kompliziertheit der Furchung auf der Medianseite des Gehirns.

In Abb. 116 haben wir die Widerspiegelung einer anderen Venenvariation in Gestalt von Rinnenbildung an der Hinterhauptschuppe vor uns und Abb. 117 zeigt die der gleichen Variation entsprechende Rinnenbildung am Hinterhaupthirn des Menschen. Es kommt vor, und Abb. 118 ist dafür ein Beispiel, daß eine hohe Teilung des Sinus longitudinalis die Einlagerung der Sinus transversi in die caudalen Abschnitte der Fissura calcarina, eine Auseinanderdrängung der Lippen am Occipitalpol und ein Hinüberdrängen des unteren Schenkels des Spornteils auf die äußere Konvexität des Gehirns zur Folge hat.

Abb. 119 bringt einen Abdruck des Sinus longitudinalis entlang der dorsalen Begrenzung der Medianseite des Gehirns zur Anschauung. Man gewinnt den Eindruck, daß dadurch eine Verhinderung des Übertrittes der Fissura calcarina auf die äußere Konvexität des Gehirns und eine dadurch bedingte Kompliziertheit der Furchung auf der Medianseite des Gehirns entstehen kann.

Die Variabilität dieser Verhältnisse ist wohl beachtenswert. Es ist danach denkbar, daß allein venöse Stauung am Hinterhauptspol Reizzustände setzen könnte, die sich in Photopsien und Halluzinationen kundgeben. Auf die Möglichkeit eines solchen Zusammenhanges ist bisher noch nicht geachtet worden.

Zusammenfassende Bemerkungen.

Die vorliegende Arbeit unterbreitet der wissenschaftlichen Kritik ein reiches, zum Teil ganz neues Material in einer Naturtreue der Reproduktion und Anschaulichkeit der Darstellung, daß ein Vergleich mit anders geartetem Material über den gleichen Gegenstand und Forschungsergebnissen anderer Herkunft, die aber in derselben Richtung liegen, unbedingt möglich sein wird. Die Bevorzugung myelogenetischer Präparate war nicht nur gegeben durch das Vorhandensein der größten Sammlung dieser Art am hirnanatomischen Institut der Psychiatrischen und Nervenklinik der Universität Leipzig, welche vor 40 Jahren von Herrn Geh. Rat Flechsig angelegt und seitdem fortgesetzt vermehrt worden ist, sondern soll auch noch prinzipielle Bewertung finden als naturwissenschaftliche Forschungsmethode, bei der sich der Faserverlauf dem Auge des Forschers als entwicklungsgeschichtlich bedingte Autoanatomie anbietet. Ihr Vorzug ist die ausschließliche Verwendung menschlichen Materials, wodurch Irrtümer durch Übertragung der Befunde am Tier auf den Menschen von vornherein ausgeschlossen sind. Die Myelogenese zeigt vielfach eindeutig im positiven Bilde, was die Degenerationspathologie vieldeutig dem negativen Bilde entnehmen muß. Es handelt sich ferner in den von mir verwendeten Präparaten um relativ normale Beschaffenheit des funktionstragenden Parenchyms, so daß sekundär pathologische Veränderungen, wie etwa Schwund, Auflockerung und Verlagerung der Anteile eines Systems oder die bei Osmiumfärbung beobachtete Abschwemmung von Schollen nicht in Frage kommt. Nur in der allerersten Zeit nach Entdeckung der Methode durch Flechsig konnte dem Einwande gegen die Verwendung entwicklungsgeschichtlichen Materials schwer begegnet werden, daß man nicht wissen könne, in welchem Umfange im späteren Leben die einzelnen Systeme sich noch anreichern würden, so daß im erwachsenen Gehirn z. B. die Endausbreitungsbezirke der Sinnesnerven (corticale Sinnessphären) weit größere Gebiete im Gehirn beanspruchen könnten, als sie das myelogenetische Präparat aufzeigt. Es kommt dabei ganz gewiß auf das Entwicklungsstadium an, aber die formanalytische Übereinstimmung der Sinnesleitungen mehrere Monate alter Kinder mit Befunden beim Erwachsenen ist geradezu erstaunlich. Das hat selbst v. Monakow zugestanden und er ist anscheinend deshalb auch neuerdings zu der myelogenetischen Methode zurückgekehrt, über deren beschränkte Anwendungsfähigkeit er sich früher ausgelassen hatte. Einen Beweis dafür, daß durch den späteren Wachstumsprozeß Verwerfungen der Sinnesleitungen nicht in erheblichem Maße stattfinden, kann man leicht an nach Weigert-Pal gefärbten und stark entfärbten Präparaten aus dem Gehirn des Erwachsenen erbringen, wo die Verhältnisse in ganz ähnlicher Weise wieder sichtbar werden, wie sie das myelogenetische Präparat von mehrere Monate alten Kindern aufzeigt, sofern die hier sichtbaren Systeme dort durch stärkere Tinktionsfähigkeit wieder hervortreten. Ich habe das früher für die Hörleitung gezeigt und jetzt für die Sehleitung erneut bewiesen.

Was nun der hier eingeschlagene formanalytische Versuch der Sehmarklamelle, die mit der primären Sehstrahlung Flechsigs identisch ist, anbetrifft, so möchte ich ihn als Hilfsmittel einer präzisen Auseinandersetzung gewürdigt wissen. Man kann in Einzelheiten oder im ganzen meine Auffassung teilen oder sie ablehnen und sich doch zweckmäßig im Interesse der gegenseitigen

Verständigung der von mir gewählten Ausdrücke bedienen, z. B. Stielfächer der Sehstrahlung, temporales Knie der Sehstrahlung nach Flechsig, dorsaler Saum der Sehmarklamelle, ventraler Saum der Sehmarklamelle, basale Duplikatur der Sehmarklamelle, napfförmige Impression der Sehmarklamelle, Balkengabel der Sehmarklamelle (Fasciculus corporis callosi cruciatus), Umschlagstelle der Sehmarklamelle im retroventrikulären Markraum, oberes bzw. unteres Joch als Eintrittsstelle des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle in den Markraum des Cuneus. Ich selbst habe mich des Modellierverfahrens als eines heuristischen Hilfsmittels bedient. Die Plastiken sind brauchbar zur topischen Orientierung über die Facies interna des Rindengraus. Die eingetragenen Schemata sind ganz gewiß grob, aber ich wußte kein besseres Hilfsmittel, um sich des Gegensätzlichen in anderen Lehrmeinungen in bezug auf die Formanalyse des Faserverlaufs einmal klar bewußt zu werden. Sie stellen Permutationen von Verlaufsmöglichkeiten dar, die erwogen sein wollen, wobei es gar nicht darauf ankommt, ob sie durchaus und bis in die Details hinein der Lehrmeinung einzelner anderer Autoren entsprechen. Darüber hinaus wurde aber nun die Sehmarklamelle nach aufzeigbaren anatomischen Tatsachen konstruiert und erhielt allmählich durch Form und Faserverlauf die frappierende Eigenschaft, nun ihrerseits immer auf neue anatomische Einzelheiten der Faserverlaufsrichtung — ich erinnere nur an die Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina — hinzuweisen, so daß sie uns nunmehr die Sehstrahlung in ihrer ganzen Ausdehnung kennen lehrte. Das ist für mich der beste Beweis für die Richtigkeit der Konstruktion.

Man könnte in der vorliegenden Arbeit mit Recht die anatomische Darstellung eines wesentlichen Teiles der Sehstrahlung vermissen, nämlich die nähere Beschreibung der Ursprungsleiste aus dem äußeren Kniehöcker. Ich habe darauf nicht freiwillig verzichtet, ich gelangte aber beim Studium dieser Gegend des Faserverlaufs zu einer Auffassung, die von der anderer Autoren erheblich abzuweichen scheint, so daß Untersuchungen darüber noch im Gange sind. Meine anatomische Darstellung beginnt an der Stelle des Austrittes der Sehstrahlung aus der inneren Kapsel, also da, wo der Stielfächer in voller Apertur entwickelt ist.

Bisher recht gegensätzliche Beobachtungen und Erklärungen anatomischer Befunde werden sich als vereinbar erweisen, nachdem ich unter Berücksichtigung anderweit gewonnener Forschungsergebnisse eine funktionelle Deutung des hier vorgetragenen anatomischen Materials versucht haben werde.

Damit beginnend muß ich zunächst gestehen, daß ich gegen die vertikale Gliederung der corticalen Sehsphäre nach Wilbrand und Henschen an der Hand meiner eigenen Befunde nichts einwenden kann. Die Sehmarklamelle verteilt sich tatsächlich auf beide Lippen der Fissura calcarina und besetzt das ganze mit Area striata ausgestattete Gebiet der Rinde. Meine Befunde zeigen, daß augenscheinlich Fasern aus der ventralen Etage der Sehmarklamelle zwischen Hinterhorn und Calcarinarinde vertikal aufsteigen und die Oberlippe der Fissura calcarina erreichen und daß in caudalen Abschnitten eine direkt schwalbenschwanzförmige Aufteilung der Sehmarklamelle erfolgt. Wichtig ist der anatomische Nachweis von aufsteigenden Fasern nach der Oberlippe unter dem Ventrikelunterhorn hinweg. Würde nun weiterhin — was meiner Ansicht nicht entspricht — angenommen werden, daß der dorsale Saum der Sehmark-

lamelle sich von Anfang an über den Ventrikel hinweg einrollt und gleichfalls die Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina übernimmt, wie das die Auffassung eines hufeisenförmigen Eintritts der Sehstrahlung in den Cortex erfordert, so bedarf die angenommene, besonders reiche und doppelseitige Faserversorgung der Oberlippe der Fissura calcarina noch dringend der Aufklärung, die ich denen zuschieben möchte, die eine solche Behauptung aufstellen. Für mich ergab sich eine andere Erklärungsmöglichkeit durch den Nachweis eines durchaus verschiedenen Faserverlaufes in der sagittal angeschnittenen hufeisenförmigen Eintrittszone mit einer Umschlagstelle im retroventrikulären Markraum (Abb. 79). Das Problem, welches daraus entstand, daß bei Verletzung identischer Rindenbezirke das eine Mal eine totale Hemianopsie und das andere Mal eine Quadranthemianopsie zustande kommt, erscheint mir lösbar nach Kenntnis der großen Variation im Verlauf der Sehstrahlung. Der Nachweis dafür dürfte schon in besonders günstigen Fällen an bereits vorhandenem pathologischem Material bei erneuter Durcharbeitung zu erbringen sein. Aus der Literatur heraus ist das heute noch nicht möglich wegen der unzulänglichen bzw. zu knapp gehaltenen anatomischen Darstellung. Nachdem in Deutschland fast jedem größeren Institut die Gelegenheit gegeben ist, mikroskopische Präparate herzustellen und Mikrophotogramme abzubilden, müssen skizzenhafte Darstellungen als vorläufige Mitteilungen bewertet und demgemäß als Beweisstücke ausgeschaltet werden.

Ganz unfruchtbar war mein Bemühen, der Anschauung v. Monakows über die horizontale Gliederung der corticalen Sehsphäre zu ihrem Recht zu verhelfen. Den leitenden Gesichtspunkt hierfür hat v. Monakow doch wohl aus seiner Kenntnis des Tiergehirns abgeleitet. Dagegen kann möglicherweise seiner Beobachtung absteigender Fasern aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle in der Richtung nach der Unterlippe der Fissura calcarina eine Berechtigung zukommen. Ihr Verlauf entspricht tatsächlich einer langgezogenen caudalwärts absteigenden Spirale und wir müssen annehmen, daß Makulafasern an deren dorsaler Situierung in der Sehstrahlung, wie gleich noch des näheren erörtert werden soll, festgehalten werden muß, einen solchen Weg beschreiben, indem sie zwar nicht, wie v. Monakow annehmen zu müssen glaubte, in der Unterlippe der Fissura calcarina enden, sondern förmlich eine Schlinge bilden, durch die das Hinterhorn durchgesteckt ist, um in den Balken zu gelangen.

Was ich zur Stütze meiner eigenen Ansicht vom Verlauf der Sehstrahlung innerhalb der Projektionsmarklamelle der Regio calcarina beibringen konnte, kann im einzelnen hier nicht wiederholt werden. Fest steht aber, um nur eines daraus hervorzuheben, der Verlauf des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle nach caudalen Abschnitten der Regio calcarina, so daß ich darin der Auffassung A. Meyers und Nießl v. Mayendorfs nur zustimmen kann. Eine gegenteilige Ansicht müßte bewiesen werden.

Wenn Meynerts Definition vom Genie zu Recht besteht, daß es ausgezeichnet sei durch die geringere Fehlbarkeit seiner Beobachtungen und Vermutungen, so entspricht die theoretische Forderung einer cerebralen Commissur der Sehbahn von Heine aus der Theorie des stereoskopischen Sehens und von Lenz aus der Theorie der Makulaausparung einer wertvollen Intuition. Ich habe diese Balkengabel als einen Fasciculus corporis callosi cruciatus erstmalig anatomisch dargestellt (Abb. 87 u. 88).

Die in oralen Abschnitten aus der dorsalen Etage der Sehmarklamelle abgleitenden Sehbahnfasern, welche nachweislich anfangs spärlich und caudalwärts zunehmend reichlicher nach dem Grunde der Fissura calcarina ziehen, halte ich für Makulafasern. Unter der Annahme der Richtigkeit dieser Auffassung ergibt sich ein einheitlich geschlossenes Bild von der funktionellen Deutung sowohl einzelner Abschnitte der Sehstrahlung als auch der corticalen Sehsphäre. In der Sehstrahlung liegen die Makulafasern der gleichen Seite, d. h. der in der corticalen Makula der gleichen Hemisphäre endigenden Makulafasern dorsal. Sie können unterbrochen sein, wie Henschen nachgewiesen hat, ohne daß hemianopische Störungen auftreten oder makuläre Skotome entstehen. Das Fehlen der Hemianopsie erklärt sich eben aus ihrer Dignität als Makulafasern, das Fehlen von makulären Störungen unter lokalisierbaren Vorbedingungen aus der Möglichkeit des Funktionsersatzes von der anderen Seite her auf dem Wege der cerebralen Commissur. Die Höhenlage des dorsalen Saumes der Sehmarklamelle variiert individuell ebenso wie seine Annäherung an die Facies interna des Rindengraus der Medianseite des Gehirns entsprechend der Auswirkung der fötalen Hemisphärenrotation und anderer bisher nicht völlig kontrollierbarer Entwicklungszusammenhänge. Ventral von den in der gleichen Hemisphäre endigenden Makulafasern liegen die Makulafasern der gekreuzten Seite, d. h. jener Fasern, die auf dem Wege der cerebralen Commissur in die Regio calcarina der anderen Seite gelangen. Dort liegen sie vor ihrem Eintritt in die Rinde den zur anderen Hemisphäre direkt verlaufenden Makulafasern anscheinend in einer dünnen Schicht lateral an. Das Verschwinden der Makulaaussparung im klinischen Befund erklärt sich durch Ausschaltung der die Doppelversorgung der Makula bedingenden cerebralen Commissuren, ganz so, wie es sich Heine und Lenz gedacht haben.

Der ventrale Saum der Sehmarklamelle führt die Fasern für die sogenannte temporale Sichel, deren isoliertes Erhaltensein oder Zerstörtsein durch klinische Mitteilungen von Poppelreuter, Fleischer, Behr u. a. bewiesen worden ist. Auch für die corticale Lokalisation des temporalen Halbmondes entstehen aus dem Faserverlauf ganz natürliche Anhaltspunkte. Vergegenwärtigt man sich die schiefe Lage der Area striata in bezug auf die Fissura calcarina, so ergibt sich, daß ein spitz auslaufender Zipfel dieser Rindenformation sich oralwärts auf der Unterlippe der Fissura calcarina ausbreitet. Fast nie halbiert die Fissura calcarina das gesamte Flächengebiet der Area striata. Der von ihr besetzte Bezirk der Oberlippe der Fissura calcarina variiert sogar sehr stark und führt, wenn die Area striata nur die caudalen Zweidrittel der Oberlippe der Fissura calcarina ausstattet, d. h., was sehr häufig der Fall ist, das orale Drittel bis zum Zusammenfluß der Fissura calcarina mit der Fissura parieto-occipitalis (Cuneusstiel) freiläßt, zu einer außerordentlichen Schieflage des Gebietes der Area striata zur Symmetrie der Windungen. Die ventralsten Sehbahnfasern münden immer in oralste Abschnitte der corticalen Sehsphäre ein, d. h. in jenen oralwärts überstehenden Teil der Unterlippe der Fissura calcarina, wo ihr die Oberlippe noch nicht paarig gegenüber steht. Dieses in bezug auf die Oberlippe asymmetrische Gebiet der Area striata scheint für die Aufnahme der Projektionsfasern des monokularen, temporalen Halbmondes wie geschaffen. Unter Berücksichtigung der Variationen ist dies mit der Annahme Wilbrands, der die temporale Sichel in orale Abschnitte der corticalen

Sehsphäre verlegt, gut vereinbar. Auch die von Fleischer mitgeteilten Fälle widersprechen meiner Annahme nicht. Damit habe ich aber schon gleichzeitig begonnen die funktionelle Gliederung der corticalen Sehsphäre darzulegen.

Ich habe oben bereits erwähnt, daß der von mir nachgewiesene Faserverlauf einer vertikalen Gliederung der corticalen Sehsphäre im Sinne von Wilbrand und Henschen nicht im Wege steht. Ob die Höhenausdehnung der zuführenden Schicht im temporalen Markraum aber wirklich nur einige wenige Millimeter beträgt, wie Henschen angibt, erscheint mir zweifelhaft. Es mag hier vielfache Variationen geben.

Das Makulaproblem erfährt durch meine Untersuchungen eine Bestätigung in der Richtung der von Lenz vertretenen Anschauungen. Die corticale Macula umfaßt die von der Area striata besetzte Polkappe des Hinterhaupthirns in der bekannten, wechselnden Größenausdehnung, setzt sich aber keilförmig auf der Medianseite des Gehirns entlang dem Grunde der Fissura calcarina fort und reicht in Ausnahmefällen bis in den Cuneusstiel hinein. Auf die keilförmige Gestalt der makulären Region schließe ich aus der caudalwärts zunehmenden Menge von Fasern, die aus dem dorsalen Saum der Sehmarklamelle nach dem Furchengrund der Fissura calcarina hin abgleiten. Die größte Menge von Makulafasern aber führt der dorsale Saum in die Polkappe des Hinterhaupthirns, wo ihre Aussaat in einem mehr oder weniger horizontal ausgezogenen Fächer erfolgt. Die scheinbar widersprechendsten Angaben sind unter der Annahme der Richtigkeit dieser Anschauung vereinbar und könnten als korrekte Beobachtung fortbestehen. So halte ich den Einwand von v. Monakow gegen Henschen, daß dieser einmal makuläre Skotome aus der Verletzung des Cuneusstiels und ein andermal aus der Läsion des Furchengrundes in caudalen Abschnitten der Regio calcarina bzw. retrocalcarina ableite, nicht mehr für stichhaltig genug, um die Lokalisierbarkeit der Macula lutea überhaupt abzulehnen. Es wäre sogar verwunderlich, wenn Verletzungen des Cuneusstiels niemals zu makulären Störungen führten schon wegen der unmittelbaren Nähe der dort verlaufenden cerebralen Commissur — unbeschadet der größten Ausdehnung der corticalen Macula in caudalen Abschnitten der Sehsphäre. Nach dem Faserverlauf zu urteilen, müßte aber dann das am Grunde der Fissura calcarina sich oralwärts erstreckende keilförmige Gebiet der corticalen Macula stark variieren, was wiederum aus der asymmetrischen Lagerung der Area striata zu den Furchen begreiflich ist. Wie sich hier unter dem Einfluß individueller Variation die Verhältnisse verschieben können, zeigt am besten die anatomische Darstellung des von mir mitgeteilten Falles, wo die Oberlippe der Fissura calcarina von der Area striata völlig frei war — sicher ein sehr seltenes Vorkommen, welches außer von mir nur noch von Hösel an einem myelogenetisch untersuchten Fall beschrieben worden ist.

In selten schöner Weise klären meine anatomischen Befunde auch das Verhältnis der Sehmarklamelle zu den Sagittalstraten von Sachs. Wenn man schon die Projektionsmarklamelle der Regio calcarina in das Stratum sagittale externum oder in das Stratum sagittale internum oder das Stratum sagittale mediale hineinzwängen will, so kann man nur sagen, die sensorisch optische Leitung verläuft vorwiegend im Stratum sagittale externum nach Sachs, ist aber damit keineswegs identisch, so daß die Bezeichnung primäre Sehstrahlung nach Flechsig vorzuziehen ist. Die Sehstrahlung füllt das Stratum

sagittale externum im oralen Abschnitt völlig aus und erscheint in caudalen Abschnitten zunehmend medialwärts abgedrängt. Die gemeinhin als Fasciculus longitudinalis inferior Burdachs bezeichnete Faserpartie des Stratum sagittale externum gehört zur Sehstrahlung und bildet den ventralen Saum der Sehmarklamelle.

Geradezu verhängnisvoll irreführend hat die Bezeichnung des Stratum sagittale internum als Radiatio optica propria gewirkt. Unter dieser heute wohl sicher als fehlerhaft erkannten Einstellung sind aber nun eine ganze Reihe hirnpathologischer Fälle bearbeitet worden, was zu einer künstlichen Vermehrung der „negativen" Fälle mit Rücksicht auf das Lokalisationsprinzip führen mußte. Vielleicht ist aber auch die von Flechsig gewählte Bezeichnung als sekundäre Sehstrahlung nicht ganz glücklich. Die von mir untersuchten Präparate ließen für die im Stratum sagittale internum verlaufenden corticofugalen Systeme ein größeres Ursprungsgebiet erkennen, als die mit der Area striata ausgestattete Rinde der Regio calcarina. Der Faserverlauf läßt sich zum Teil in den Thalamus (Radiatio thalamica) zum Teil in den Stamm verfolgen (Anteile des Türkschen Bündels). Wir wissen noch nicht, wieviel von der sekundären Sehstrahlung Flechsigs als motorisch-optisch, d. h. als konjugiertes Strangpaar zur sensorisch-optischen Bahn anzusprechen ist. Als sichergestellt kann nur ihre vorwiegend corticofugale Leitungsrichtung gelten.

Aus den Nebenbefunden sei nur der plastisch formierende Einfluß der Venenverteilung auf die Oberflächengestaltung des Hinterhaupthirns nochmals hervorgehoben. Für die hier nachgewiesene große Variationsbreite sind möglicherweise auch ausgleichbare Geburtsschäden, welche im Gebiet der Vena magna Galeni häufig sind und dadurch indirekt auf die Konfiguration der corticalen Sehsphäre einwirken, von Bedeutung. Auf das allgemein bestehende Interesse, das Zustandekommen der Halluzinationen patho-physiologisch zu erklären, habe ich oben bereits hingewiesen.

Ich schließe damit ein wichtiges Kapitel der Hirnneurologie ab, die zu fördern meine Absicht war.

Literaturnachweis.

1. Best, F.: Ergebnisse der Kriegsjahre für die Kenntnis der Sehbahnen und Sehzentren. Zentralbl. f. d. ges. Ophthalm. Bd. 3.
2. Brouwer, B.: Über die Sehstrahlung des Menschen. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 41, S. 129. 1917.
3. Burdach, C. F.: Vom Baue und Leben des Gehirns. Leipzig. Bd. 2, S. 152. 1822.
4. Cushing: The Field Defects produced by Temporal lobe lesions. Trans. act of the Americ. neurol. soc. 1921 and Brain. Vol. 44, p. 341. 1921.
5. Flechsig, P.: Plan des menschlichen Gehirns. Leipzig: Veit & Co. 1883.
6. — Gehirn und Seele. Leipzig 1894.
7. — Weitere Mitteilungen über die Sinnes- und Assoziationszentren des menschlichen Gehirns. Neurol. Zentralbl. 1895. Nr. 23.
8. — Weitere Mitteilungen über den Stabkranz des menschlichen Großhirns. Neurol. Zentralbl. 1896. Nr. 1.
9. — Die Lokalisation der geistigen Vorgänge, insbesondere der Sinnesempfindungen des Menschen. Leipzig: Veit & Comp. 1896.
10. — Neue Untersuchungen über die Markbildung in den menschlichen Großhirnlappen. Neurol. Zentralbl. 1898. Nr. 21, S. 9.
11. — Über die entwicklungsgeschichtliche (myelogenetische) Flächengliederung der Großhirnrinde des Menschen. Vortrag auf dem Physiologenkongreß in Turin 1901.
12. — Einige Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden der Großhirnrinde, insbesondere des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1905.
13. Fleischer: Ophthalmologische Gesellschaft zu Heidelberg. 1916.
14. Gratiolet, M. P.: Anatomie comparée du système nerveux de l'homme et des primates. Paris 1839—1857. (Tome second de l'anatomie comparée du système nerveux par Leuret et Gratiolet.)
15. Haab, O.: Über Cortexhemianopsie. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. 1882. S. 141.
16. Heine, L.: Sehschärfe und Tiefenwahrnehmung. Arch. f. Ophth. Bd. 51, S. 166. 1900.
17. Henschen, S. E.: Klinische und anatomische Beiträge zur Pathologie des Gehirns. Upsala (K. F. Köhler). Teil I. 1890. II. 1892. III. 1894, 1896. IV. 1903, 1911.
18. — On the visual Path and Centre. Intern. Congress of exper. Psych. London 1893. Brain 1893. p. 170—180.
19. — Sur les centres optiques cérébraux. Rev. gén. d'ophth. T. 13. 1894. Lyon 1894. p. 337—352. (Auch Atti del XI. Congresso intern. Roma 1894. Torino 1895.)
20. — Über Lokalisation innerhalb des äußeren Knieganglions. Neurol. Zentralbl. 1898. Nr. 5. (Auch als Vortrag am intern. med. Kongreß in Moskau 1897).
21. — La projection de la rétine sur la corticalité calcarine. La semaine méd. 22. 1903. p. 125—127. (Auch Vortrag am intern. med. Kongresse in Madrid 1903.)
22. — Revue critique de la doctrine sur le centre cortical de la vision. XIII. Congr. intern. de méd. Paris 1908. p. 154. (Verzeichnis der Literatur bis 1900.)
23. — Über inselförmige Vertretung der Macula in der Sehrinde des Gehirns. Med. Klinik 1909. Nr. 35. (Auch als Vortrag am intern. med. Kongreß in Budapest 1909.)
24. — Zentrale Sehstörungen. Lewandowskys Handb. d. Neurol. Bd. 1, S. 891. 1910.
25. — Über circumscripte Nutritionsgebiete im Occipitallappen und ihre Bedeutung für die Lehre vom Sehzentrum. v. Graefes Arch. f. Ophth. 1911. 78.
26. — Spezielle Symptomatologie und Diagnostik der intrakraniellen Sehbahnaffektionen. Lewandowskys Handb. d. Neurol. Bd. 2, S. 751. 1912.
27. — 40jähriger Kampf um das Sehzentrum und seine Bedeutung für die Hirnforschung. Stockholm 1922.

28. Hösel, Über die Markreifung der sog. Körperfühl-Sphäre und der Riech- und Sehstrahlung des Menschen. Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkrankh. Bd. 39, S. 195. 1905.
29. Huguénin: Sitzungsbericht d. Ges. d. Ärzte in Zürich vom 7. II. 1880. (Kurz referiert.)
30. Lenz, G.: Klin. Monatsschr. f. Augenheilk. 1905. Beilagsheft.
31. — Zur Pathologie der cerebralen Sehbahn unter besonderer Berücksichtigung ihrer Ergebnisse für die Anatomie und Physiologie. Leipzig: Wilh. Engelmann. 1909.
32. — Die hirnlokalisatorische Bedeutung der Maculaaussparung im hemianopischen Gesichtsfelde. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 53, S. 54. 1914.
33. — Die histologische Lokalisation des Sehzentrums. Arch. f. Ophth. Bd. 91, S. 264. 1916.
34. — Zwei Sektionsfälle doppelseitiger zentraler Farbenhemianopsie. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 71, S. 135. 1921.
35. — Die Sehsphäre bei Mißbildungen des Auges. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 108, S. 101. 1922.
36. — Die Kriegsverletzungen der zerebralen Sehbahn. Lewandowskys Handb. d. Neurol. Erg. Bd. I. S. 668. 1924.
37. Meyer, A.: The connections of the occipital lobes and the present status of the cerebral visual affections. Transact. of the Assoc. of Americ. Physicians. Vol. 22. p. 7. 1907.
38. Minkowski, M.: Zur Physiologie der corticalen Sehsphäre (aus dem physiologischen Laboratorium d. Psychiatrischen u. Nervenklinik d. kgl. Charité). Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 41. S. 109. 1911.
39. — Zur Physiologie der Sehsphäre. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 141, S. 171. 1911.
40. — Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen der Großhirnrinde und der Netzhaut zu den primären optischen Zentren besonders zum Corpus geniculatum externum. Arb. a. d. hirnanat. Inst. in Zürich. 1913.
41. — Über die Sehrinde (Area striata) und ihre Beziehungen zu den primären optischen Zentren. (Aus d. hirnanat. Inst. in Zürich.) Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 35, S. 420. 1914.
42. v. Monakow, C.: Über einige durch Exstirpation circumscripter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungshemmungen des Kaninchengehirns. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 12, S. 141. 1881.
43. — Weitere Mitteilungen über durch Exstirpation circumscripter Hirnrindenregionen bedingte Entwicklungshemmungen des Kaninchengehirns. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 12, S. 535. 1881.
44. — Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die Beziehungen der sog. Sehsphäre zu den infracorticalen Opticuszentren und zum Nervus opticus. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 14, S. 699. 1883.
45. — Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die Beziehungen der sog. Sehsphäre zu den infracorticalen Opticuszentren und zum Nervus opticus. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 16, S. 151 u. 319. 1885.
46. — Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Zentren und Bahnen. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 20, S. 714. 1889.
47. — Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Zentren und Bahnen nebst klinischen Beiträgen zur corticalen Hemianopsie und Alexie. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 23, S. 609. 1891.
48. — Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Zentren und Bahnen nebst klinischen Beiträgen zur corticalen Hemianopsie und Alexie. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 24, S. 229. 1892.
49. — Zur Anatomie und Physiologie des unteren Scheitelläppchens. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 31. 1899.
50. — Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Großhirn. Ergebn. d. Physiol. Bd. 2. S. 534. 1902.
51. — Gehirnpathologie. Wien 1905.
52. — Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch corticale Herde. Wiesbaden 1914.
53. Nießl v. Mayendorf, E.: Zur Theorie des corticalen Sehens. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 39.
54. — Seelenblindheit und Alexie, zwei subcorticale Störungen des zentralen Sehens. Verhandl. d. 21. Kongr. f. inn. Med. S. 510.

55. Nießl v. Mayendorf, E.: Über den Ursprung und Verlauf der basalen Züge des unteren Längsbündels. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenheilk. Bd. 61.
56. — Über den Eintritt der Sehbahn in die Hirnrinde des Menschen. Neurol. Zentralbl. 1907. Nr. 17.
57. — Zur Kenntnis der gestörten Tiefenwahrnehmung. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 34. S. 322. 1908.
58. — Die Diagnose auf Erkrankung des linken Gyrus angularis. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 22, S. 145.
59. — Die sog. Radiatio optica. (Das Stratum sagittale internum des Scheitel- und Hinterhauptlappens.) v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 104. S. 293. 1921.
60. — Hirnrinde und Hirnstamm. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 19, S. 244.
61. — Die aphasischen Symptome und ihre corticale Lokalisation. Leipzig: Wilh. Engelmann. 1911.
62. Pfeifer, R. A.: Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über das corticale Ende der Hörleitung. Abhandl. d. mathem.-physikal. Klasse d. sächs. Akad. d. Wissenschaften. Bd. 37. 1920.
63. — Die Lokalisation der Tonskala innerhalb der corticalen Hörsphäre des Menschen. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 50. 1921.
64. — Versuch einer anatomischen Darstellung des corticalen Endes der Sehstrahlung. Vortrag gehalten i. d. Med. Ges. zu Leipzig am 24. 7. 23.
65. — Der Faserverlauf im Cuneus. Vortrag gehalten auf der Versammlung Mitteldeutscher Psychiater in Leipzig im Oktober 1923.
66. — Über die plastisch gestaltende Einwirkung des Venenverlaufs auf die Oberfläche des Hinterhaupthirns. Vortrag gehalten i. d. Med. Ges. zu Leipzig am 5. 2. 24.
67. — Die anatomische Darstellung des zentralen Abschnittes der Sehleitung. Vortrag gehalten auf Einladung des Vorstandes der Deutschen Ophthalmologischen Gesellschaft in Heidelberg am 13. 7. 24.
68. Poppelreuter, W.: Die psychischen Schädigungen durch Kopfschuß. Leipzig. Bd. 1, S. 70. 1917.
69. v. Stauffenberg, W.: Über Seelenblindheit. Arb. a. d. hirnanat. Inst. in Zürich. Heft 8. Wiesbaden 1913.
70. Traquair, H. M.: The course of the geniculo-calcarine visual Path in Relation to the temporal lobe. Brit. journ. of ophth. Vol. 6, p. 251, 1922.
71. Vicq d'Azyr, M.: Traité d'anatomie et de physiologie. Paris 1786.
72. — Planches anatomiques avec des explications très détaillées. Paris 1786. Tafel 4, Abb. 1.
73. Wehrli, E.: Über die anatomisch-histologische Grundlage der sog. Rindenblindheit und über die Lokalisation der corticalen Sehsphäre, der Macula lutea und die Projektion der Retina auf die Rinde des Occipitallappens. v. Graefes Arch. f. Ophth. Bd. 62, S. 286. 1905.
74. Wilbrand und Sänger: Die Neurologie des Auges. Wiesbaden. Bd. 3. 1904.
75. — — Die homonyme Hemianopsie nebst ihren Beziehungen zu den anderen cerebralen Herderscheinungen. Wiesbaden 1917. (Bd. 7 der Neurologie des Auges.)



Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.

ABHANDLUNGEN AUS DER NEUROLOGIE, PSYCHIATRIE, PSYCHOLOGIE UND IHREN GRENZGEBIETEN

BEIHEFTE ZUR MONATSSCHRIFT FÜR PSYCHIATRIE UND NEUROLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON K. BONHOEFFER

HEFT 26

Die Kreuzung der Nervenbahnen und die bilaterale Symmetrie des tierischen Körpers

Von

Prof. Dr. L. Jacobsohn-Lask
in Berlin

Mit 45 Abbildungen



BERLIN 1924
VERLAG VON S. KARGER
KARLSTRASSE 15

Gedruckt bei Ernst Klöppel in Quedlinburg.

Seinem lieben Freunde und Kollegen

Herrn Prof. L. Minor-Moskau

zur Feier seines

40jährigen Dozentenjubiläums

in herzlicher Zuneigung gewidmet

Jedem, der sich mit dem feineren Bau des Zentralnervensystems der Tiere und des Menschen beschäftigt, fällt sehr schnell die Erscheinung auf, daß die Leitungsbahnen im Zentralnervensystem sich zum überwiegenden Teil kreuzen. Dabei beobachtet er, daß es teils geschlossene Systeme sind, die in kompakter Masse an einer eng begrenzten Stelle des Zentralorgans kreuzen, daß andrerseits die Kreuzung in lockerer Form stattfindet. Und solcher lockeren Kreuzungen von kleineren Bündeln und selbst einzelner Fasern begegnet man auf Schritt und Tritt im ganzen Verlaufe der Hirn-Rückenmarksachse. Bei näherem Zusehen gewahrt man, daß die Fasern, welche zu einem gesamten motorischen oder sensiblen Systeme gehören, mit wenigen Ausnahmen nur teilweise kreuzen, aber doch so, daß der Hauptteil der Fasern in die Kreuzung eingeht, während der kleinere Teil ungekreuzt verläuft. Mit dieser Erscheinung muß der Arzt vollkommen vertraut sein, da er ohne diese Kenntnis zu ganz falschen Lokalisationen der Krankheitsprozesse kommen würde. Dem Anfänger bereitet das zunächst einige Schwierigkeiten, da er so ziemlich das meiste, was er an Krankheitserscheinungen auf der rechten Körperhälfte beobachtet, auf die linke Hälfte des Zentralnervensystems als dem Sitze des Krankheitsprozesses projizieren muß und ebenso das, was er an der linken Körperhälfte beobachtet, auf die rechte Hälfte des Gehirns und Rückenmarks.

Es ist klar, daß jeder sich einer Erscheinung gegenübersieht, die ihm höchst merkwürdig vorkommt, und daß er nach einer Erklärung sucht, die ihm dies merkwürdige Verhalten deutet. Die einfachste und natürlichste Erklärung, die er sich gibt, ist wohl die, daß der Körper und seine Hauptabschnitte funktionell etwas Einheitliches sind, daß, so sehr auch die einzelnen Teile getrennt für sich funktionieren können, diese Sonderfunktionen doch zu einem Ganzen zusammengefaßt werden müssen, und daß für diese Gesamtfunktionen von der obersten bzw. von weiter darunter gelegenen Zentralnervenstationen eine doppelte Leitung nach der rechten und linken Körperhälfte bestehen müsse. Diese Anschauung ist natürlich sehr einleuchtend, aber sie ist kausal wenig befriedigend, da sie eine rein teleologische ist. Da der tierische Körper nach der allgemeinen

Vorstellung ein bilateraler Organismus ist, so könnte dieses Beherrschtwerden und Zusammenfunktionieren der beiden Körperhälften doch auch dadurch bewirkt werden, daß alle Zentren des Zentralorganes nur durch Kommissuren verbunden sind. In der Tat findet man im Zentralnervensystem außer den kreuzenden Bahnen noch die Kommissuren als Verbindungsbahnen der beiden Seiten. Indessen hat die bessere Kenntnis vom Faserverlauf im Nervensystem gelehrt, daß man mit der Bezeichnung Kommissur recht vorsichtig sein muß, insofern viele, besonders kompakte Systeme, die makroskopisch als Kommissuren imponieren und von den älteren Autoren mit entsprechenden Namen belegt und als solche auch aufgefaßt wurden, in Wirklichkeit nicht Kommissuren, sondern Kreuzungen von Fasern darstellen. Aber auch heutzutage, obwohl man über viel bessere und feinere Untersuchungsmethoden verfügt als ehemals, ist es doch nicht so einfach, überall, wo man Verbindungsfasern der beiden Hälften des Zentralnervensystems begegnet, zu unterscheiden, ob man es mit einer Kreuzung oder mit einer Kommissur zu tun hat. Als erstere gilt diejenige Faser, welche eine mehr hirnwärts gelegene Station der einen Hälfte mit einer mehr kaudalwärts gelegenen der anderen Hälfte verbindet, und als letztere diejenige Faser, welche zwei im gleichen Niveau gelegene homologe Stationen in Verbindung setzt. Würden unsere Kenntnisse von den Beziehungen der einzelnen Stationen zueinander ausreichend sein, so wäre die Feststellung von dem, was als kreuzende und dem, was als Kommissurenfaser zu gelten hat, sehr einfach und leicht. Leider sind aber unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht noch sehr lückenhaft. Immerhin hat derjenige, der den Bau des Nervensystems eingehend studiert, doch wohl die Empfindung, daß, wenn man von dem mächtigen Kommissurensystem des Vorderhirns, dem Balken, absieht, die Anzahl der kreuzenden Fasern diejenige der Kommissuren und auch diejenige der homolateral verlaufenden bei weitem überwiegt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß der Bauplan des Nervensystems sich so ausgestaltet hat, daß die beiden Hälften des Zentralorgans sowohl durch kreuzende als auch durch Kommissurenfasern in Verbindung gesetzt worden sind, und es erhebt sich nun wiederum die Frage, warum die Verbindung in so reichem Maße durch kreuzende Bahnen zustande gekommen ist. Der vorhin erwähnte Nützlichkeitszweck reicht zur Erklärung nicht aus, denn in dieser Weise könnte man jede andere Organisation, wenn sie den gleichen Effekt erzielte, auch erklären. Diese teleologische Erklärung befriedigt den wissenschaftlichen Forscher nicht und es muß demgemäß

versucht werden, die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung zu finden.

So sehr nun wohl auch eine große Reihe von Forschern über dieses interessante Problem nachgedacht hat, so findet man in der zugänglichen Literatur doch nur wenige diesbezügliche Arbeiten. In den gangbaren Lehrbüchern über die Anatomie des Nervensystems von Schwalbe, Edinger, Obersteiner, Koelliker, van Gehuchten, Déjérine, Bechterew, Barker und ebenso in den Lehrbüchern über die vergleichende Anatomie von Gegenbaur, Ariens Kappers etc., findet sich nichts darüber gesagt. Obersteiner z. B. verbreitet sich in der letzten Auflage seines Lehrbuches (p. 281) des längeren über das Vorhandensein der kreuzenden Fasern im Zentralnervensystem, er sagt aber selbst nichts darüber aus, wie dieses Phänomen zu deuten sei, noch führt er andere Autoren an, die darüber Erklärungen abgegeben resp. Hypothesen aufgestellt haben. Das ist in der Tat sehr merkwürdig, obwohl ein Schüler von ihm, A. Spitzer, eine sehr bedeutsame Arbeit zwei Jahre vor Erscheinen der letzten Auflage des genannten Lehrbuches veröffentlicht hat. Dies merkwürdige Verhalten ist wohl nur dadurch zu erklären, daß Obersteiner die bisher gegebenen Deutungen über das Kreuzungsproblem noch für so zweifelhaft und ungenügend hielt, daß auf diesen Gegenstand näher einzugehen, ihm verfrüht erschien. Vielleicht haben sich die anderen Verfasser von Lehrbüchern das Gleiche eingestanden und deshalb von der Aufwerfung der Frage und eigener Meinungsäußerung Abstand genommen.

Diejenigen Autoren, welche die Tatsache der kreuzenden Nervenbahnen zu erklären versucht haben, sind mit Ausnahme von Rádl in der erwähnten Arbeit von Spitzer aufgezählt. Spitzer referiert recht eingehend die einzelnen Auffassungen, beleuchtet sie in sehr kritischer Weise, lehnt die gegebenen Deutungen als unzureichend ab und versucht dann selbst eine Lösung des Problems zu geben. Wir werden uns weiter unten mit dem Spitzerschen Lösungsversuch eingehend zu beschäftigen haben. Andere Arbeiten über diesen Gegenstand als die von Spitzer angeführten und die Rádlsche sind auch mir nicht begegnet. Jedenfalls scheinen keine ausführlichen Abhandlungen noch nach dem Jahre 1912, in welchem die Rádlsche Arbeit erschien, publiziert worden zu sein. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß noch einzelne Autoren sich gelegentlich über dieses Problem an irgendeiner Stelle geäußert haben, aber jeder wird zugeben, daß man nur zufällig einer solchen Stelle begegnen

kann, und solche kurzen Erklärungen können auch unmöglich der Bedeutung dieser Erscheinung gerecht werden.

Der Wundtsche (erste) Lösungsversuch.

Der erste, welcher sich mit dem Problem der Faserkreuzung beschäftigt hat, ist wohl Wundt gewesen. Die Erklärung, welche Wundt in den ersten Auflagen seines Lehrbuches über physiologische Psychologie gibt, ist eine andere als in den letzten Auflagen, nachdem die Cajalsche Hypothese auf ihn eingewirkt hat. Der Autor sprach sich zuerst dahin aus, daß die Säugetiere in ihrem Lebenskampfe instinktmäßig die rechte Körperhälfte in stärkerem Maße benutzt und dadurch kräftiger ausgebildet hätten als die linke. Sie hätten dies getan, um das links gelagerte Herz zu schützen. Durch die Linkslagerung des Herzens sei der Blutstrom direkter zur linken Hirnhälfte geflossen, diese sei damit besser mit Blut versorgt worden und hätte sich demzufolge stärker ausgebildet als die rechte Hirnhälfte. Wäre nun die besser ausgebildete linke Hirnhälfte mit der schwächeren linken Körperhälfte und umgekehrt die schwächere rechte Hirnhälfte mit der stärkeren rechten Körperhälfte in Verbindung geblieben, so wäre ein großes Mißverhältnis eingetreten. Um dem zu begegnen, hätte der Organismus in der Weise einen Ausgleich zu schaffen versucht, daß er allmählich die stärkere Hirnhälfte mit der stärkeren Körperhälfte und umgekehrt verbunden hätte. Aus der anfänglich totalen Kreuzung der Bahnen sei dann später in Anpassung an assoziative Verknüpfung sensorischer und motorischer Gebietsteile die partielle Kreuzung hervorgegangen.

Daß dieser Erklärungsversuch von Wundt ein nicht befriedigender ist, liegt auf der Hand. Spitzer führt mit Recht an, daß nur der Mensch im Kampfe die rechte Körperhälfte nach vorne wendet und stärker betätigt, bei den Säugetieren*) und den anderen Vertebraten sei eine solche Ungleichheit nicht zu beobachten. Die Kreuzung der zentralen Nervenbahnen komme aber allen Vertebraten zu. Auch die linksseitige Lagerung des Herzens bewirke wohl kaum eine bessere Ernährung der gleichseitigen Hirnhälfte; das Blutgefäßsystem des Gehirns sei durch Anastomosen so reichlich versehen, daß zu jeder Hirnhälfte gleiche Blutmengen strömen können. Es sei auch nicht beobachtet, daß bei den Vertebraten die eine Hirnhälfte stärker entwickelt sei als die andere. Es sei schwer vorstellbar, daß die Bahnen, die vorher homolateral verlaufen seien, sich nun so

*) Ob bei den Anthropoiden sich schon Anfänge von Rechtshändigkeit finden, ist unsicher.

umlagerten, daß sie ihre frühere Verbindung lösten, um mit Zentren der anderen Hälfte in Verbindung zu treten, bloß weil die betreffende Körperhälfte sich stärker (bzw. schwächer) entwickelt hätte.

Man kann hinzufügen, daß die Natur bei ursprünglich nicht bestehender Kreuzung der Faserbahnen sich der von Wundt angenommenen Veränderung des Funktionszustandes beider Körperhälften in der Art angepaßt hätte, daß sie die Hirnzentren der rechten Hirnhälfte und die Bahnen, welche diese Hälfte mit der rechten Körperseite verknüpften, stärker ausgebildet haben würde, während linksseitig es zu einer gewissen Abschwächung gekommen wäre. Eine derartige natürliche Anpassung würde einen Kreuzungsvorgang vollkommen unnötig machen.

In den späteren Auflagen seines Lehrbuches benutzt Wundt die eben erläuterte Theorie weniger dazu, um die Kreuzungen der Nervenbahnen zu erklären, als um das funktionelle Überwiegen der rechten Körperhälfte und die einseitige stärkere Ausbildung der linken Großhirnhemisphäre, speziell der in dieser Hemisphäre befindlichen Zentren, wie Sprachzentrum, abzuleiten. Wie er sich zur Cajalschen Deutung der Kreuzungen stellt, ist weiter unten ausführlich angegeben.

Der Flechsigsche Lösungsversuch.

Der zweite Autor, welcher das Problem anzupacken versuchte, war P. Flechsig. Er ist sich von vornherein des hypothetischen Charakters seiner Darstellung bewußt. Er nimmt an, daß die Pyramidenbahnen von oben nach abwärts sich bilden, und führt dann S. 202 folgendes aus:

„Hiermit ist aber offenbar das Zustandekommen der Pyramidenkreuzung überhaupt nicht, ihre Variabilität nur zum Teil erklärt. Auch für erstere gewinnen wir eine befriedigende ätiologische Deutung. Sobald die Pyramiden an der gewöhnlichen Kreuzungsstelle angekommen, für ihr weiteres Vordringen in der alten Richtung keine besonderen Widerstände finden, ist es am natürlichsten, daß eine jede Pyramide in ihrer Richtung fortwächst. — Anders, wenn, wie dies wohl als Regel zu betrachten, die nach unten wachsenden Pyramiden an der gewöhnlichen Kreuzungsstelle Widerstände vorfinden, welche ein Weiterziehen ohne Richtungsänderung nicht gestatten. Solcher Widerstände lassen sich nun gerade an dieser Stelle mehrere nachweisen. Es verengt sich gerade hier einerseits der vordere Längsspalt des Medullarrohrs plötzlich und vertieft sich dabei, andrerseits aber zeigt das Medullar-

rohr hier eine stumpfwinkelige Knickung, so daß in der Mitte der vorderen Fläche eine nach oben offene, nach unten mehr geschlossene Bucht entsteht. Erwägt man, daß sich in der ganzen Länge der oblongata und des Rückenmarks außer an der angegebenen Stelle einer an der Vorderfläche des Medullarrohrs von oben nach unten wachsenden Fasermasse nirgends ähnliche Widerstände entgegenstellen, so erscheint es wohl gerechtfertigt, den Umstand, daß die Pyramidenbündel gerade hier Richtung und Lage zu ändern pflegen — mit diesen lokalen Verhältnissen in Beziehung zu bringen."

„Sofern man nur die Möglichkeit geringer Differenzen in der Gestaltung der Bucht einerseits, der von oben herabkommenden Bündel andrerseits zugibt, wird man sehr leicht den verschiedenen Anteil der sich kreuzenden und ungekreuzt bleibenden Bündel in verschiedenen Fällen begreifen, ja es muß bei diesem Sachverhalt geradezu als ein Zufall betrachtet werden, wenn bei verschiedenen Individuen die Verteilungsweise völlig übereinstimmt, die Variabilität muß als das Naturgemäße erscheinen." — „Es münden ferner gerade in der Gegend der mehrerwähnten Bucht die bereits lange vor den „Pyramiden" vorhandenen Bündel der „oberen Pyramidenkreuzung" an der Vorderfläche aus. Die Pyramiden legen sich, falls sie sich kreuzen, jenen dicht an; es dient vielleicht die obere Pyramidenkreuzung der unteren geradezu als Leitband."

„Die Richtigkeit der soeben angestellten Erörterungen vorausgesetzt, würde sich uns eine einfache Erklärung des Zustandekommens und der Bedeutung der Kreuzungen im zentralen Nervensystem überhaupt ergeben. Man hat bisher bei ihrer Deutung auf die Entwicklungsgeschichte noch so gut wie gar nicht Rücksicht genommen. Wir halten indes diesen Weg für denjenigen, welcher am ehesten zum Ziele führen kann und der jedenfalls weniger Gefahren bietet, als der jüngst von Wundt eingeschlagene (siehe dessen Ausführungen Physiol. Psychol. S. 171). Sofern die Entstehung der Nervenfasern als Ausläufer einzelner Zellen sich sichern ließe, würde die Auffassung der Kreuzungen als Resultierende aus den mechanischen Entwicklungsbedingungen als die naturgemäßeste erscheinen. Ja, man kann wohl sagen, daß alle die scheinbar so barocken Verschlingungen der zentralen Fasersysteme durch die konsequente Durchführung jener Theorie eine befriedigende Erklärung finden würden."

Zu dieser Flechsigschen Hypothese nimmt Spitzer folgendermaßen Stellung. Es wäre durch Flechsigs Erklärung wohl die

Lokalisation und Variabilität der aus anderen Gründen notwendigen Kreuzung begreiflich, nicht aber die Kreuzung selbst. Gerade die Konstanz der Kreuzung setze einen invariablen Faktor, eine einsinnig wirksame Ursache voraus. Die Pyramidenkreuzung sei nur ein Beispiel der allgemeinen Kreuzung der zentralen Nervenbahnen, diese könne also nur von einer allgemeinen Ursache abgeleitet werden, welche im ganzen Nervensystem wirksam ist. Bei diesen Lokalisationen könne es sich auch nicht um ablenkende Widerstände gegen die Wachstumsrichtung des sich vorschiebenden Faserendes handeln, sondern nur um Hindernisse, welchen die bereits fertige Kreuzung bei ihren phylogenetischen Verschiebungen in der Längsrichtung des Nervenrohres an bestimmter Stelle begegnet, wo infolgedessen eine Art Stauung der Kreuzungsfasern stattfindet. Die Fasern würden so zunächst passiv an das Hindernis gewissermaßen wie an einem Stauwerk angeschwemmt. Sobald aber die Ansammlung zur Bildung von Bündeln geführt hat, wirken diese ihrerseits als Kondensationsachsen, um welche sich immer neue Fasern herumlagern. Die Flechsigsche Deutung sei deshalb ganz unzureichend, denn eine Arteigenschaft müsse in einer artgeschichtlichen, allen Individuen gemeinsamen Grundursache ihre Quelle haben. Die Kreuzung der zentralen Nervenbahnen sei aber nicht bloß eine Arteigenschaft, sondern eine Eigenschaft des ganzen Wirbeltierstammes.

Diese Kritik von Spitzer ist voll berechtigt. Auch ich meine, daß Flechsig einen Nebenumstand, der erst nachträglich vielleicht für die Lagerung und Verteilung der Kreuzungen eine gewisse Bedeutung haben kann, irrtümlich als die Ursache der Kreuzungen selbst ansieht. Die Wirkung dieses Faktors ist überhaupt recht schwer einzuschätzen. Was z. B. die Pyramidenbahn anbetrifft, so begegnet sie in ihrem Verlaufe nach abwärts verschiedenen ähnlichen Hindernissen, so am Übergang zwischen Pons und Medulla oblongata, wo sie dem Foramen coecum posterius ausweichen muß. Sie tut es hier, ohne irgendwie in ihrem geraden Laufe abzuweichen, und es wäre auch viel einfacher und natürlicher, wenn die Pyramidenbahn, ebenso wie sie es hier oben tut, weiter unten am Übergang ins Rückenmark ein wenig nach lateral dem vermeintlichen Hindernis ausweichen würde, anstatt gleichsam in das Hindernis hineinzurennen. Man sieht also, wie mißlich es ist, etwas unebene Stellen, die man als Hindernisse deutet, als Ursachen für das Zustandekommen von Kreuzungen anzunehmen.

Der Cajalsche Lösungsversuch.

Der Dritte, welcher dem Problem der Faserkreuzung eine sehr eingehende Studie gewidmet hat, war S. Ramon y Cajal. Er sagt darüber folgendes:

p. 4. „Häufige Betrachtungen, welche wir über die Ursache der Kreuzungen der Nervenbahnen angestellt haben, führten uns schließlich zu der Ansicht, daß alle oder fast alle totalen oder vorwiegenden Dekussationen nur Anpassungen an jene ursprüngliche, in Wahrheit fundamentale Kreuzung repräsentieren, welche die Nervi optici der niederen Wirbeltiere bieten."

Es folgt nun in der Cajalschen Abhandlung eine Darstellung des Faserverlaufes im Chiasma opticum bei den Wirbeltieren bis zum Menschen herauf. Die Untersuchung ergibt, daß sich bei den Fischen, Batrachiern, Reptilien und Vögeln eine totale Kreuzung findet, und daß bei den Säugetieren eine partielle Kreuzung vorhanden ist, wobei die Zahl der nicht gekreuzten Fasern von den niederen Klassen der Säugetiere zu den höheren an Zahl ständig zunimmt, bis das Verhältnis schließlich beim Menschen so ist, daß die ungekreuzten etwa ⅓ der gekreuzten betragen.

p. 18. „Ein vergleichendes Studium der Nervenzentren der Wirbeltiere zeigt, daß in den zentralen Bahnen die totale Kreuzung eine entwicklungsgeschichtliche Phase darstellt, die der partiellen vorausgegangen ist, welche letztere nur bei den relativ höher entwickelten Tieren auftritt, und daß ferner die totale Kreuzung gleichzeitig mit der Bildung eines Enzephalons, daher mit der Zentralisation der sensorischen Eindrücke und der motorischen Impulse sich geltend macht.

In der Tat, beim Amphioxus, bei den Würmern, bei denjenigen Tieren, bei welchen keine genügende sensorische Zentralisation existiert und die Medulla oder die sie vertretende Ganglienkette fast ausschließlich der Aufnahme der zentripetalen Impulse dient, gibt es keine zentralen Bahnen im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern nur intraganglionäre Wege, direkte und gekreuzte Reflexe, und zwar vorwiegend direkte, wegen des bei weitem häufigeren Vorkommens der homolateralen motorischen Reaktionen."

p. 19. Es handelt sich hier nicht darum, die wirkende Ursache, die geheimen Ressorts physikalisch-chemischer Kräfte zu erforschen, welche diese Anlage geschaffen haben, sondern nur den Nutzen begreifen zu lernen, den sie dem Organismus bringt, das Motiv, nach welchem die natürliche Auswahl oder andere noch unbestimmte

Bedingungen die gekreuzten Nervenbahnen eingerichtet, befestigt und progressiv vermehrt haben."

„Inmitten dieser Zweifel scheint uns eins der Diskussion nicht weiter zu bedürfen, nämlich daß die Dekussation zuerst in den sensorischen Bahnen geschaffen worden ist (optische, sensible etc., sämtlich bei den niederen Wirbeltieren); mit notwendiger Konsequenz ergab sich daraus die Kreuzung im entgegengesetzten Sinne bei den motorischen Bahnen."

Das Sehbild, welches die niederen Wirbeltiere haben, nennt Cajal ein panoramisches. Diese Tiere sehen ohne Relief, sie setzen nur gleichsam die Bilder beider Seiten wie zwei Photographien zusammen.

p. 23. Fig. 1 (Fig. 7 bei Cajal) „zeigt Gestalt und Richtung des geistigen optischen Bildes unter der Voraussetzung, daß es keine Kreuzung der Sehnerven gäbe. Die Inkongruenz beider Bilder tritt deutlich zutage — es wäre unmöglich, daß das Tier beide Bilder zu einer zusammenhängenden Vorstellung vereinigen könnte". Fig. 2*) „zeigt mit größter Beweiskraft, daß, dank der Kreuzung beide Bilder, das rechte und das linke, miteinander korrespondieren und ein zusammenhängendes Ganzes bilden".

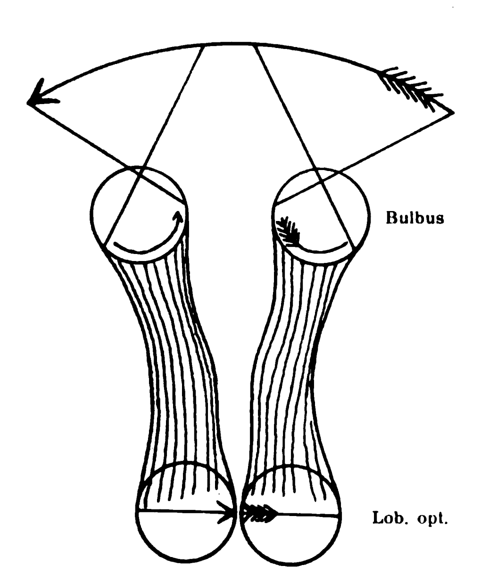


Fig. 1. Schema zur Darstellung der Projektion des Objektbildes auf Retina und Lobus opticus bei homolateralem Verlaufe der Opticusfasern.
Nach S. Ramón y Cajal.

p. 24. „1. Bei den niederen Wirbeltieren übermittelt jedes Auge, und wir könnten sogar sagen, jeder Raumsinn, dem Gehirn die auf dieser Seite gesammelten Eindrücke der Objekte, und vermöge der Kreuzungen besteht die sensorische Hirnrinde aus zwei Flächen, einer rechten, welche dem linken Raum, und einer linken,

*) Fig. 2 ist nicht der Arbeit Cajals, sondern der Darstellung Wundts aus der sechsten Auflage seines Lehrbuches entnommen. Sie entspricht aber der von Cajal gegebenen Figur, was Sehfaserkreuzung und die dadurch angeblich bewirkte Bildeinstellung betrifft.

welche dem rechten entspricht. 2. Das geistige Bild ist immer ein einheitliches und entsteht aus der kontinuierlichen Nebeneinanderstellung der beiden Sinnesprojektionen, so daß das Gehirn eine Art zentraler Retina wird, die Summe der beiden peripheren Netzhäute, jedoch verteilt auf zwei symmetrische und einseitige Flächen. 3. Die Kreuzung der Sehnerven ist begründet durch die Notwendigkeit, die seitliche Inversion der beiden Bilder, welche durch die Wirkung der Linsen veranlaßt ist, zu rektifizieren. 4. Es existiert im Gehirn keine funktionelle Duplizität oder, mit anderen Worten, die symmetrischen Punkte jedes Lobulus opticus oder jeder Hemisphäre, auch wenn sie dieselbe Sinneswahrnehmung empfangen, haben nicht die gleiche Bedeutung."

„Die vorstehenden Erwägungen lassen sich vielleicht auch auf die Funktion des zerebroiden Ganglions der wirbellosen Tiere anwenden, besonders der Insekten, Spinnen und Mollusken, Tieren, die mit wohlentwickelten Augen ausgestattet sind; leider sind die positiven Beobachtungen, welche wir über den Verlauf der Opticusfasern besitzen, zu dürftig, um darauf bestimmte physiologische Schlüsse aufzubauen. — Weshalb es nicht möglich, zu erfahren, ob bei ihnen eine totale Kreuzung besteht, wie bei den niederen Wirbeltieren. — Zieht man indes die Art des Sehens bei den wirbellosen Tieren und die Grundsätze, welche wir formuliert haben, in Betracht, so ergibt sich mit Wahrscheinlichkeit, daß bei den mit Linsenaugen ausgestatteten Tieren, d. h. solchen, welchen die Gegenstände auf der Netzhaut umgekehrt erscheinen (Mollusken, gewissen Arachniden) der Sehnerv total gekreuzt ist, und daß es bei Tieren mit Mosaiksehen, wie den Insekten und Crustaceen, keine Dekussationen gibt."

p. 26. „Das gemeinsame Sehfeld, welches durch den Parallelismus der Augenachsen entsteht, ist das Charakteristische des Sehvorgangs bei den höheren Säugetieren (Mensch, Affe, Hund etc.). Dieser Parallelismus erzeugte als begleitendes anatomisches Phänomen das direkte Bündel. — Es ist sehr wahrscheinlich, daß zwischen dem Sehen mit gemeinsamen Sehfeld beim Menschen und dem panoramischen Sehen beim Kaninchen Übergänge existieren."

p. 27. „In der Tat funktionieren mittelst des Parallelismus der Augenachsen die beiden Augen wie ein einziges, vorausgesetzt, daß sie gleichzeitig dasselbe Objekt kopieren; jedoch wurde diese Reduktion des Sehfeldes von einem neuen Objekt begleitet, von der Perzeption der Tiefe oder der dritten Dimension, eine Wahrnehmung, welche bei den unteren Gliedern der Tierwelt und selbst bei der

Mehrzahl der Säugetiere noch unbekannt ist. Außerdem wächst zum Ersatz für diesen Verlust die Beweglichkeit der Augen, des Kopfes und Rumpfes ganz beträchtlich."

In einer weiteren Skizze stellt Cajal die Form der optischen Projektion im Gehirn bei der Semidekussation dar. Das Bild ist in Beziehung auf das Objekt seitlich invertiert, jedoch bildet jede Hälfte desselben, auf eine Hemisphäre projiziert, ein kontinuierliches Ganzes, wie es auch bei den niederen Wirbeltieren bei der totalen Kreuzung war. Cajal sagt dann weiter auf:

p. 30. „Der größeren Klarheit wegen zeigt das Schema das Bild geradlinig, und wie wenn es von oben betrachtet würde. Es versteht sich von selbst, daß, da die Rinde gefaltet und außerdem die Sehregion durch den Hemisphärenspalt geteilt ist, die wirkliche Projektion des geistigen Bildes viel komplizierter sein und ebenso viel Krümmungen haben muß, wie die Windungen der entsprechenden Hemisphäre. Für den Effekt des deutlichen Sehens und einer naturgetreuen Projektion machen diese Unregelmäßigkeiten und Fehler der Kontinuität wenig aus, da das, was dieser Projektion oder der Verlegung des optischen Eindrucks nach außen Form gibt, nicht die Gestalt des zerebralen Feldes ist, sondern die der Zapfen- und Stabschicht der Retina. Wir glauben indes, daß sich im geistigen Bilde alle Punkte des Objekts in derselben Reihenfolge dargestellt finden, in welcher sie auf die Retina projiziert sind; die zerebrale Retina läßt sich in dieser Beziehung mit einer wohlgelungenen Photographie vergleichen, deren Papier oder Überzug gerunzelt ist."

„Die Duplizität der Empfindung, welche a priori bei dem Vorhandensein eines gemeinsamen Sehfeldes unvermeidlich scheint, ist in sinnreicher Weise umgangen worden, dadurch, daß die homolateralen und von entgegengesetzter Seite kommenden optischen Fasern, welche gemeinsamen Punkten der Retina entsprechen und deshalb Träger desselben Stückes des Bildes sind, in derselben Gruppe von Pyramidenzellen zusammenlaufen."

p. 31. „Deshalb setzt das Auftreten des direkten Bündels keinen Verzicht auf die Vorteile der Kreuzung voraus. Diese bestehen fort, weil nach Kreuzung der Hauptbahn des Sehnerven immer das in das rechte Gehirn projizierte Bild sich in das linke gezeichnete fortsetzt."

p. 33. „Aus allem diesem geht hervor, daß die Natur bei der Anlage der optischen Projektion vor allem zwei Dinge vorweg genommen hat: 1. Dem Prinzip der konzentrischen Symme-

trie treu zu bleiben, welche die Lage und Verbindung aller Nervenzentren beherrscht. So entspricht in dem Rückenmark jede vertikale Hälfte einer vertikalen Hälfte auch der sensiblen Oberflächen, was uns nicht befremdet, wenn wir uns erinnern, daß phylogenetisch und ontogenetisch betrachtet, die Zerebrospinalachse nichts weiter ist als eine fortgewanderte und in einem engen Futteral konzentrierte Hautfläche. In diesem Futteral, das von einer ektodermatischen Einstülpung gebildet wird, entsteht die rechte Wand aus dem rechten Ektoderm, die linke aus dem linken. 2. Das zweite Prinzip, welchem die Natur huldigt, ist die Einheit der Empfindung; um diese zu erzielen, hat sie das direkte Bündel geschaffen und hat sie außerdem einen großen Teil des Gehirns in eine riesige Retina verwandelt, die in zwei auf je eine Hemisphäre lokalisierte Hälften geteilt ist, deren eine die zu unserer Rechten gesehenen Objekte, die andere die zur linken repräsentiert."

p. 43. „Da nämlich die fundamentale Kreuzung der Sehnerven und das Vorwiegen der der Seite der Erregung entsprechenden Muskelreflexe eine gegebene Tatsache ist, so war zu erwarten, daß die optische Reflexbahn der entgegengesetzten Seite die homolaterale an Bedeutung übertreffen würde, und eben dies ist wirklich der Fall. Die Theorie verlangt auch, daß bei den Vertebraten mit panoramischen Sehen, bei welchen jedes Auge unabhängig funktioniert (monolaterale Pupillenreaktion, Mangel an Konvergenz etc.) die gleichseitigen optischen Reflexfasern sehr spärlich seien und diese aus der Theorie gewonnene Deduktion stimmt vollkommen mit den Tatsachen überein. Denn Edinger, der diesen Punkt bei den Fischen, Reptilien und Batrachiern sehr genau studiert hat, beschreibt und zeichnet als gekreuzt die große Mehrzahl der absteigenden im Lobulus opticus entspringenden Bündel (Tractus tecto-spinales und tecto-bulbares) nicht zu gedenken der dorsalen Kreuzung des Tectums, welche vielleicht den absteigenden in der ventralen Region dieses Organs nicht gekreuzten Fasern entsprechen könnte. Wir glauben trotzdem nicht, daß selbst bei den niederen Wirbeltieren die homolateralen Fasern ganz fehlen, da das Zusammenwirken gewisser Augenbewegungen — die bilaterale Kontraktion einiger Augenmuskel erfordern."

Beim Gehör, Geschmack und Geruch ist zwar nach Cajal eine doppelte Leitung vorhanden, aber in die eine Hemisphäre gelangen nur die Eindrücke hoher Töne und entsprechender Geruchs- und Geschmacksempfindung, in die andere tieferer Töne etc., wodurch jede Hemisphäre eine einheitliche Empfindung hat und durch Ver-

bindung beider Hemisphären die Einheitlichkeit der Gesamtempfindung gewahrt wird.

Der Wundtsche (zweite) Lösungsversuch.

Spitzer und Wundt erheben gegen die Cajalsche Hypothese gewichtige Einwendungen. Während aber Spitzer nur eine sehr scharfe Kritik übt, um dann seine eigene ganz andersartige Hypothese zu entwickeln (s. darüber weiter unten), sucht Wundt aus der Cajalschen Hypothese einen gewissen Kern als brauchbar herauszuschälen und diesen Kern in einer Weise umzugestalten, daß wenigstens die totale und partielle Sehnervenkreuzung funktionell erklärt werden kann. Er sagt darüber in der sechsten Auflage seines Lehrbuches folgendes:

„— diese sinnreiche Hypothese läßt sich doch, so wahrscheinlich es ist, daß zwischen Sehnervenkreuzung und binokularer Synergie ein Zusammenhang besteht, in dieser Form unmöglich durchführen, weil sie schon anatomisch auf Schwierigkeiten stößt, außerdem aber auf Voraussetzungen über die Natur des Sehaktes beruht, die mit unserer sonstigen Kenntnis desselben, und die im Grunde auch mit allem dem, was wir über die Beschaffenheit und den Verlauf der Leitungsbahnen und ihre Endigungen in der Hirnrinde wissen, in Widerspruch stehen.“

Der Cajalschen Hypothese liegt nach Wundt und Spitzer die Vorstellung zugrunde, daß das Bewußtsein selbst in der Hirnrinde residiere und dort gleichsam ein genaues photographisches Abbild der Wirklichkeit wahrnehme, das eben durch die Einrichtung der totalen resp. partiellen Kreuzung dort projiziert werde. Diese Anschauung wird von Wundt und besonders von Spitzer als ganz unhaltbar zurückgewiesen. Man müßte dann, meint Wundt, sich mit der Annahme helfen, daß in jedem individuellen Gehirn die durch die Rindenfaltungen entstehenden Desorientierungen der Bilder durch eine merkwürdig genaue Adaption der Verteilung der Kreuzungsfasern wieder ausgeglichen würden. Dazu komme noch der Umstand, daß beim Linsenauge das Bild des Objekts nicht nur horizontal, sondern auch vertikal invertiert werde. Es müßten also, wenn die Kreuzung nach Cajal dazu da sei, um die horizontale Invertierung zu beseitigen, die Sehfasern auch in vertikaler Richtung kreuzen. Eine solche Kreuzung bestehe aber nicht. Es gäbe für die Auffassung der Gegenstände in aufrechter Lage trotz der optischen Umkehrung ihrer Bilder eine sehr viel einfachere und

plausiblere Erklärung. Überall, wo das Sehorgan zu einem mit Bildumdrehung verbundenen dioptrischen Apparat geworden ist, liegt auch der Drehpunkt des Auges nicht mehr, wie bei den gestielten Augen der Wirbellosen, hinter dem Auge im Innern des Tierkörpers, sondern in einem Punkte im Auge selbst. Durch diese Verlegung des Drehpunktes in das Innere des Auges sei die Umkehrung des Bildes ohne weiteres kompensiert, „denn nach den vor dem Drehpunkt gelegenen Stellungen und Bewegungen der Fixierlinie fassen wir die Lageverhältnisse der Gegenstände auf, nicht nach den hinter ihm gelegenen oder nach dem Netzhautbilde, dessen Lage uns an und für sich ebenso unbekannt ist, wie das Lageverhältnis des hypothetischen Bildes im Sehzentrum, von dem wir nicht einmal wissen, ob es wirklich existiert. An sich ist es in der Tat viel wahrscheinlicher, daß an Stelle desselben vielmehr ein System von Erregungen anzunehmen ist, das den verschiedenen gleichzeitig beim Sehen beteiligten sensorischen, motorischen und assoziativen Funktionen entspricht.“

Ebenso wie durch den Bewegungsmechanismus des Auges beim monokularen Sehen das umgekehrte Bild kompensiert wird, so werden durch den gleichen Mechanismus nach Wundt beim binokularen Sehen das rechte und linke Netzhautbild zueinander orientiert. Die richtige Orientierung zweier Hälften eines panoramischen Bildes, wie sie Tiere mit seitlich gestellten Augen haben, beruhe darauf, daß ein kontinuierlich aus der einen in die andere Hälfte des Gesichtsfeldes übertretender Gegenstand in seiner Bewegung keine Diskontinuität erleidet. Diese Bedingung ist dann erfüllt, wenn gleich gelegene Augenmuskeln bei der Fortsetzung der Bewegung symmetrisch innerviert werden. „Ist das Objekt von der Blicklinie des rechten Auges in Fig. 2 (Fig. 97 von Wundt) von a bis b verfolgt worden, so muß sich — nun von b bis c die Innervation der Blicklinie des linken Auges kontinuierlich anschließen, d. h. es muß der Innervation des rechten Rectus internus, dessen Zugrichtung durch die unterbrochene Linie i_1 angedeutet ist, die des linken Rectus internus i_2 derart zugeordnet sein, daß sie unmittelbar dieselbe ablöst, um dann in die Innervation des linken Externus e_2 überzugehen. Nun fehlt es zwar an jedem Anlaß, im Sehzentrum irgendwie eine Bildentwerfung, die der auf der Netzhaut auch nur entfernt ähnlich wäre, anzunehmen. Dagegen ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Auslösungseinrichtungen für die Übertragungen sensorischer in motorische Impulse hier in einer gewissen Symmetrie angeordnet sind.“ Wundt setzt nun ausein-

ander, daß, wenn keine Sehfaserkreuzung existierte, die Innervation zuerst rechts von innen nach außen wandern würde, um dann, auf das linke Sehzentrum überspringend, plötzlich sich von außen nach innen, also im entgegengesetzten Sinne zu bewegen. Die Kreuzungserscheinung ist daher nach Wundt als eine von vornherein beide Gebiete (sensorisches sowohl wie motorisches) umfassende, ihr Zusammenwirken vermittelnde Einrichtung anzusehen.

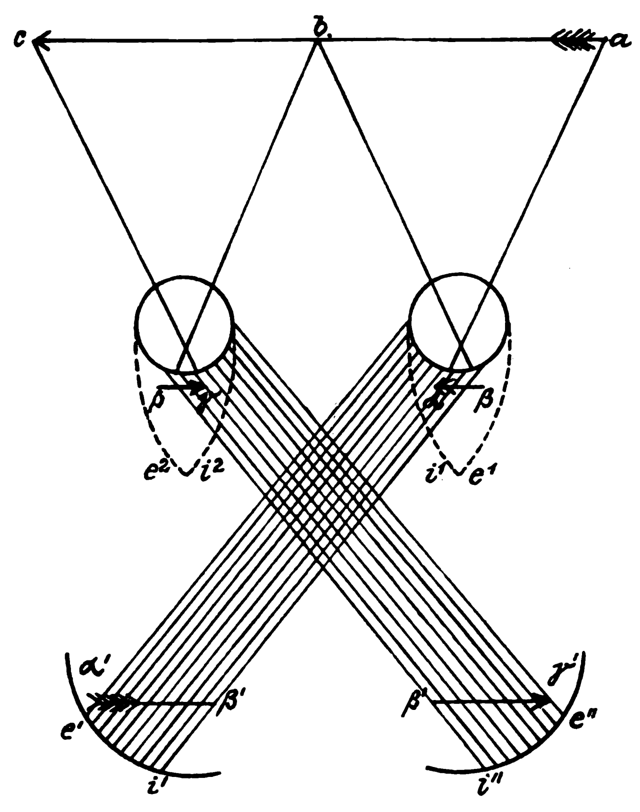


Fig. 2. Schema des binokularen Sehaktes bei einem Wirbeltier mit seitlich gestellten Augen und totaler Sehnervenkreuzung. Nach W. Wundt.

Wie bei diesem Mechanismus die totale Kreuzung der Sehfasern für das panoramische Sehen notwendig sei, so sei die partielle Kreuzung für das stereoskopische erforderlich. Auch das wird von Wundt des näheren erläutert. Dann fährt er fort: „In keinem der zahlreichen anderen Fälle jener vom Rückenmark an fortwährend sich wiederholenden Kreuzungen von Leitungsbahnen sind die funktionellen Beziehungen dieser Erscheinung so augenfällig wie bei der Optikuskreuzung. Dennoch wird man daraus noch nicht schließen

dürfen, alle anderen seien erst Wirkungen der Optikuskreuzungen. Vielmehr wird die gleiche Synergie, die auch für die andern übrigen Sinnes- und Bewegungsorgane und namentlich für die Beziehungen zwischen Sinneserregungen und motorischen Erregungen besteht, überall selbständig analoge Wirkungen herbeiführen können, die sich dann allerdings wieder wechselseitig unterstützen mögen.“

Mit der Kreuzung der Bahnen scheint es Wundt auch im Zusammenhang zu stehen, daß bestimmte Zentren zwar in beiden Hirnhälften angelegt sind, aber in der einen Hälfte vorwiegend zur Ausbildung gekommen sind. Dies gälte speziell für das Sprachzentrum in der linken Hemisphäre, in der auch wegen der kreuzenden Bahnen das Zentrum für die motorischen Innervationen der rechten Körperseite ihren Sitz haben.

Den Einwendungen von Wundt und Spitzer gegen die Cajalsche Theorie kann man wohl im ganzen zustimmen. Außerdem läßt sich noch folgendes anführen: Nach Cajal soll die Augenlinse die Urheberin einer Umwälzung im Aufbau des zentralen Nervensystems sein, wie sie allgemeiner und durchgreifender in keiner anderen Art stattgefunden hat. Wäre die Linse am Auge nicht aufgetreten, so gäbe es wahrscheinlich auch keine kreuzenden Bahnen. Man muß sich dies vergegenwärtigen, daß eine kleine Bildung am Tierauge eine solche Umwälzung im Aufbau und in der Beherrschung der körperlichen Funktionen herbeigeführt haben soll, um die Kühnheit einer solchen Hypothese anzustaunen. Aber ich glaube, Cajals Hypothese steht auf recht schwachen Füßen. Obwohl der Autor anführt, daß man über den Verlauf der Sehbahnen bei den Wirbellosen noch keine genauen Kenntnisse hat, so nimmt er an, daß bei denjenigen Wirbellosen, die Linsenaugen haben, eine totale Kreuzung der Sehfasern stattfindet. Das muß er notgedrungen tun, weil sonst seine Hypothese keine allgemeine Geltung hätte. Auf der anderen Seite aber betont er ausdrücklich, daß bei den Wirbellosen, also auch bei denjenigen mit Linsenaugen, diese Sehfaserkreuzung nicht eine Kreuzung der anderen Bahnen herbeigeführt hat; solche existieren nach ihm bei den Wirbellosen nicht, wie überhaupt bei ihnen keine zentralen Bahnen im eigentlichen Sinne des Wortes existieren. Hier stimmt also seine Theorie nicht, denn es ist gar nicht einzusehen, warum die Natur bei den Wirbellosen diejenige Folge, welche Cajal als natürliche und konsequente annimmt, nicht hat eintreten lassen, während sie das bei den Wirbeltieren durchgehends bewirkt hat. Cajals Hypothese scheitert vollständig, weil er das Nervensystem der Wirbellosen nicht berücksichtigt hat, weil

er ohne genaue Kenntnisse der Verhältnisse der Nervenbahnen bei diesen Tieren von ganz irrigen Voraussetzungen ausging. Auch Rádl rügt diesen Fehler Cajals, indem er p. 62 ausführt: „R. y Cajal geht in seiner Theorie der Nervenkreuzungen von dem Zusammenhang zwischen dem Bau und der Lage des Auges und dem Verlauf des zugehörigen Sehnerven aus; weil es nun unter den Wirbellosen mannigfache Formen der Sehorgane gibt (während die Augen der Wirbeltiere verhältnismäßig gleichförmig sind), so wäre es natürlich gewesen, wenn er seine Theorie vorwiegend auf die Analyse des Nervensystems der Wirbellosen gegründet hätte. Cajal hat aber kein Bedürfnis gefühlt, sich mit dem Nervensystem der Wirbellosen zu befassen."

Cajal nimmt ferner an, daß bei niederen Tieren die optischen Empfindungen alle übrigen Sinneseindrücke überwiegen und fast ganz das geistige Leben des Tieres beherrschen. Das ist wohl auch nicht richtig. Denn bei den niederen Tieren, sowohl bei den Wirbellosen, wie bei den Wirbeltieren, treten die lokalisierte Sehempfindung und die Sehorgane mit ihren entsprechenden Zentren gegenüber den Tast- und Riechempfindungen und deren Organe weit zurück. Man nehme hier nur die Beobachtungen, die z. B. an den Bienen gemacht sind, oder diejenigen, die an niederen Wirbeltieren mit ihren gewaltigen Riechorganen zur Erscheinung kommen. Die niederen Tiere sind wesentlich mit Sinnesorganen ausgestattet, welche für die unmittelbare Nähe eingerichtet sind und darin eine sehr hohe Ausbildung erlangen. Die Sehorgane sind wohl anfänglich auch mehr für Sinneseindrücke aus der Nähe eingerichtet und vervollkommnen sich erst im Laufe der Entwicklung für Sinneseindrücke aus der Ferne.*) Die Einrichtung der kreuzenden Bahnen ist aber phylogenetisch eine viel frühere Errungenschaft, und daraus ist zu entnehmen, daß diese Einrichtung nicht vom Linsenauge geschaffen sein kann.

Gegen die Cajalsche Annahme, daß die Sehfunktion die primärste und bedeutendste im Hinblick auf die Ausgestaltung der tierischen Organisation und speziell des Faserverlaufes im Zentralnervensystem gewesen ist, sprechen auch noch die Erfahrungen der Myelogenese. In einer erst kürzlich erschienenen Arbeit von Tilney und Casamajor über die Markentwicklung bei der Katze heißt es: „Anditory sense is the only special sense, which at birth is provided with a completely myelinized system of fibres. It is probable, that

*) Von dieser speziellen Sehfähigkeit ist natürlich die allgemeine Empfindsamkeit des tierischen Körpers auf Lichteinwirkungen zu trennen.

this is the only one of the special senses which contributes to the directive influence guiding the early movements of the animal. The most important source of this directive influence however is the trigeminal innervation." — „On the second day after birth the optic nerve and tract are entirely devoid of myelin sheaths; the eyes are then closed. On the sixth day the optic tract is myelinized up to the superior colliculus, the pulvinar and the lateral geniculate body. On the seventh day the animal opens its eyes."

Was die zweite Wundtsche Hypothese anbetrifft, so ist sie eine Modifikation der Cajalschen. Man sollte eigentlich annehmen, daß nach seiner Anschauung, wonach der Drehpunkt des Linsenauges innerhalb des Bulbus liege, die Kreuzung gar nicht nötig wäre. Trotzdem nimmt er an, daß die Zentren für sensorische und motorische Impulse in einer gewissen Symmetrie in der Rinde angeordnet sind, und daß die Sehkreuzung notwendig wäre, damit die symmetrische Innervation der Augenmuskeln in Aktion treten könne, um die Blicklinie kontinuierlich von einer Seite zur anderen zu verschieben. Das wäre indessen einleuchtender, wenn auch die motorischen Augenbahnen sich symmetrisch zu den sensorischen Sehnervenbahnen verhielten. Das ist aber nicht der Fall. Die Grundlage also, auf der Wundt seine Hypothese aufbaut, scheint mir etwas bedenklich zu sein. Indessen mag dem sein, wie ihm wolle, so bleibt die Wundtsche Hypothese eine rein funktionelle von ganz allgemeiner und unbestimmter Natur, von der man sagen kann, daß sie vielleicht zutreffen mag, aber ebenso, daß die Funktion sich auch ganz anders abspielen kann. Daß die Funktion auf den Aufbau und die Ausgestaltung des tierischen Körpers einen bestimmenden Einfluß ausgeübt hat, ist selbstverständlich, aber man muß verlangen, um befriedigt zu sein, daß man diesen Zusammenhang klarer durchschauen kann. Man wird der Lösung des Problems nur näher kommen, wenn man Aufbau und Funktion des Nervensystems vom Beginn der tierischen Organisation verfolgt.

Der Spitzersche Lösungsversuch.

Auf diesem Wege finden wir schon Spitzer bei seinem Lösungsversuch. Leider macht er auf halbem Wege halt. Der Autor geht, um das Problem zu lösen, auf die Entwicklung des Vertebratenkörpers aus dem der Avertebraten zurück. Nach seiner Ansicht stammen Anneliden, Enteropneusten, Tunikaten und Vertebraten von einer gemeinsamen Ahnenform her. Bei der Vergleichung der phyletischen Entwicklung dieser vier Gruppen aus

einer gemeinsamen Ahnenform geht Spitzer von einem der Gastrula nahestehenden Stadium aus und führt diese Entwicklung in der Formgestaltung für alle vier Gruppen vergleichend durch. In diesem Entwicklungsversuch interessiert für das vorliegende Problem diejenige Phase, wo es zur Bildung der Chorda kommt. Spitzer ist, wie andere Autoren auch (s. weiter unten), der Ansicht, daß ein Teil des ursprünglichen Darmkanals der Wirbellosen sich im Laufe der Phylogenese zum Zentralkanal umgewandelt hat, aber nicht der ursprünglich dorsal, sondern der ursprünglich ventral gelegene Teil. Letzterer sei durch eine Drehung des Körpers in der Längsachse um 180 Grad dorsal gelagert worden, während der ursprünglich dorsale Teil ventral gerückt sei. (Fig. 3 und 4.) Die Drehung hätte sich vollzogen, weil der dorsale Teil als der von Nahrungsmassen schwerer erfüllte der Schwere folgend nach und nach herabgesunken sei, und weil die Lage der Chorda dorsalis als Schwebeapparat dies begünstigt hätte. Da nun die Chorda sich mit ihrer vorderen Spitze nur bis zur Infundibulargegend erstreckte, so sei die Drehung an diesem Punkte erfolgt. Der vor ihr gelegene Körperabschnitt, sowohl der ventrale wie dorsale, hätte sich an der Drehung nicht beteiligt, sondern sei in der früheren Lage geblieben.

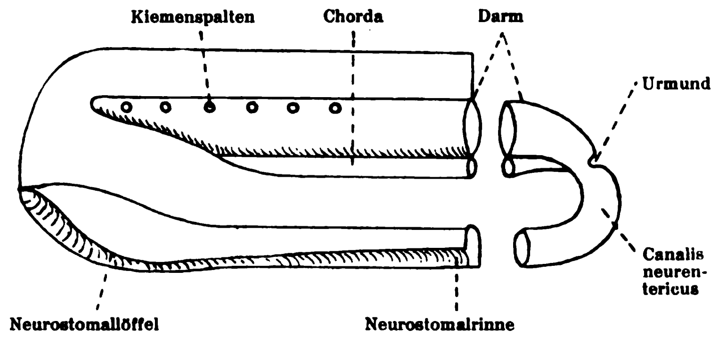


Fig. 3—6. Vier Stadien aus der Phylogenese des Chordatenstammes schematisch dargestellt nach A. Spitzer.

Fig. 3. Vor der Torsion; Neurostomallöffel und -rinne noch offen (im hinteren Abschnitt geschlossen). Die Chorda beginnt sich vom Darm abzuschnüren, reicht aber nur bis zum Beginn des Neurostomallöffels; Kiemendarm vorne blind geschlossen, nur mit seitlichen Kiemenspalten.

Der vordere ventrale Teil, der Mundtrichter (Stomadeum) hat ursprünglich mit dem hinteren ventralen Darmabschnitt in breiter Kommunikation gestanden. (Fig. 3.) Durch die Drehung des im Bereich der Chorda liegenden Abschnittes sei diese Kommunikation eingeschnürt worden und beide Abschnitte hätten sich dann gelöst. Es sei da-

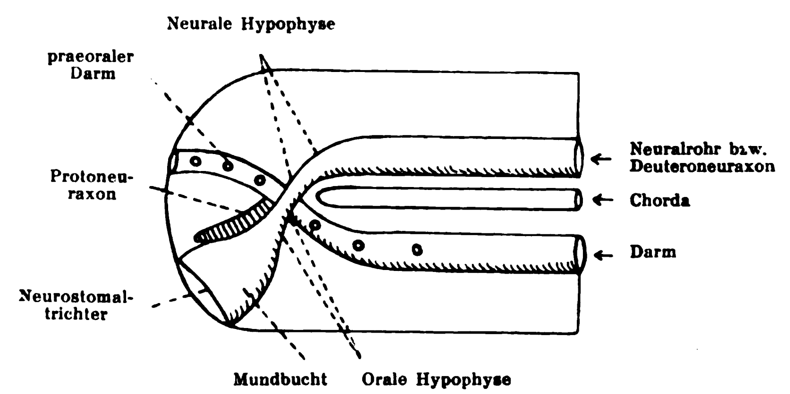


Fig. 4. **Nach der Torsion. Neuralrohr geschlossen, Neurostomaltrichter gebildet; an der Grenze beider, d. h. an der Kreuzungsstelle von Neurostomal- und Darmkanal beide Rohre eingeschnürt.**

durch ferner ein dorsaler und ventraler Recessus entstanden. Der dorsale sei am Vertebratengehirn des Recessus infundibuli (resp. die neurale Hypophyse), der ventrale wäre die embryonal nachweisbare R a t h k e sche Tasche (resp. die spätere orale Hypophyse).

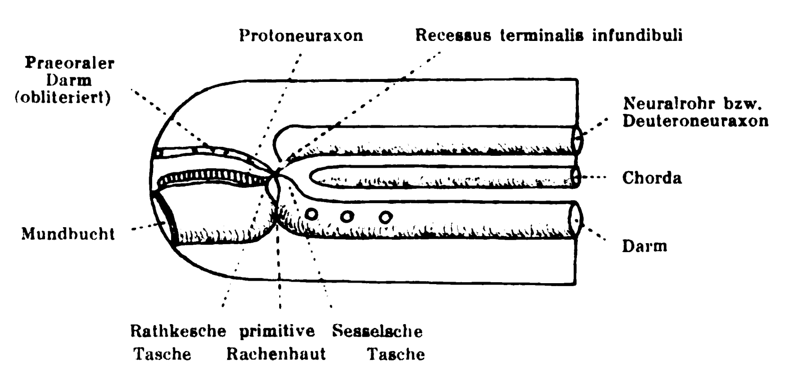


Fig. 5. **Neurostomaltrichter in die Vorderwand des dorsalwärts aufgebogenen Darmes durchbrechend (primitive Rachenhaut). Die Verbindung zwischen Mundbucht und Neuralrohr aufgehoben. Beginnende Vorwölbung der Vorderwand des Deuteroneuraxonrohres, Loslösung der Protoneuraxonplatte von der Dorsalwand des ehemaligen Neurostonaltrichters, der praeinfundibuläre Teil des praeoralen Darmes obliteriert.**

Fig. 5. Ebenso hätte aber ursprünglich auch der vordere dorsale Abschnitt mit dem hinteren dorsalen in breiter Verbindung gestanden. Fig. 3. Durch die Drehung sei auch zwischen diesen Abschnitten eine Einschnürung entstanden, die sich allmählich ebenso gelöst

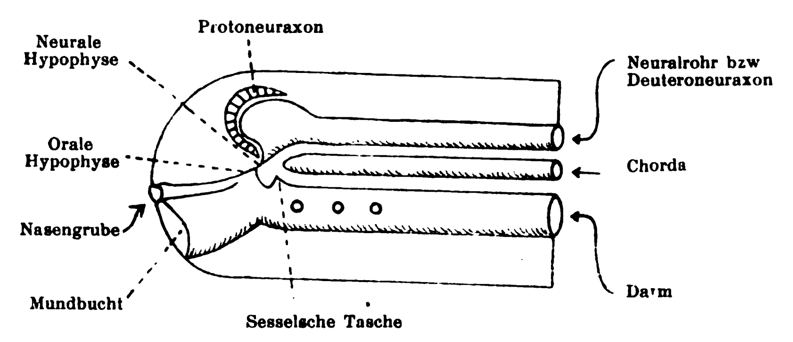


Fig. 6. **Die Protoneuraxonplatte hat sich kapuzenartig über die vordere Wölbung des Deuteroneuraxonrohres hinübergeschlagen; die Nasengrube ist in die dorsale Wand der Mundbucht einbezogen.**

hätte. Der vordere dorsale Abschnitt sei allmählich verkümmert (Fig. 5) und schließlich verschwunden; der hintere, welcher durch die Drehung nach ventral gerückt sei, bildete an der Abschnürungsstelle auch einen Recessus, die sog. Sesselsche Tasche. Fig. 6. Dieser hintere Teil übte in seinem vorderen Bezirk respiratorische Funktionen aus, und diese Funktion hätte er auch weiter beibehalten, auch als in notwendiger Folge, das ventrale Stomadeum Anschluß an ihn gesucht, sich zuerst an ihn angelegt und schließlich mit ihm durch Durchbruch der beiden gegenseitig aneinander liegenden Wände (Rachenwand) in Kommunikation gekommen wäre. Dadurch sei ein neuer Darmtraktus entstanden, der in seinem vorderen, hinter dem Stomadeum gelegenen Abschnitt Respirationsfunktionen ausübe (Kiemendarm), wie es auch noch gegenwärtig der Vertebratentypus zeige. Am Grunde des Stomadeum kreuzten sich also Respirations- und Digestionstraktus, und ersterer stände außer durch den Mundtrichter noch durch einen neu über dem Stomadeum entstandenen Kanal, dem Nasenrachengang, mit der Außenwelt in Verbindung. Auch die hinteren Abschnitte der beiden Teile des alten Digestionstraktus, die ursprünglich ein gemeinsames Rohr bildeten, trennten sich, indem der embryonal noch vorhandene Canalis neurentericus (Fig. 3) im Laufe der Ontogenese obliteriere und verschwinde.

Die anchestrale Neuralplatte besteht nach Spitzer aus zwei Längsbändern oder Strängen, von denen jeder ursprünglich hauptsächlich der homolateralen Seite angehört. Beide Stränge reichten vorne bis in den Hypophysentrichter hinein. Das Zentralnervensystem zerfiel gleich dem Körper in zwei Hauptabteilungen, in den im Protosoma (Kopfteil) gelegenen Protoneuraxon und in den dem Deuterosoma zugehörigen Deuteroneuraxon. (Fig. 4.) Die Protoneuraxonhälften schwollen sogar am Trichter mächtig an, da die

Trichter- und Kopfregion besonders reich an Sinnesorganen ausgestattet war. Diese vorderen Ganglienmassen entwickelten sich deshalb schon früh zu höheren Zentralorganen gegenüber dem gesamten hinten nachfolgenden Markrohr. Bei der Torsion blieben die beiden Hälften des Protoneuraxons in ihrer früheren Lage, während die rechte und linke Hälfte des Deuteroneuraxons durch die Drehung des Deuterosoma um 180° ihre Lage vertauschten. Gleichzeitig gelangten letztere auf die Dorsalseite des Deuterosoma, während das mächtige Protoneuraxon schon infolge der Umbildung des Neurostomallöffels zu einem Trichter eine dorsalere Lage erhielt. Vollendet wird die dorsale Lage des Protoneuraxons dadurch, daß der vegetative Teil des inneren Löffels- oder Trichterepithels sich wegen der später rein vegetativen Funktion des Trichters über dessen ganzer unterer Fläche ausbreitet und so das Zentralnervensystem von dieser Seite ausschaltet. Später dringt dann Bindegewebe zwischen die nutritorische und neurale Platte und vervollständigt die Trennung. Die sich kreuzenden Verbindungsstücke des Proto- und Deuteroneuraxons aber umgreifen als Folge der Torsion, das eine dorsal, das andere ventral, den engen Trichterhals, und erst, wenn dieser durchschnürt ist, wozu vielleicht auch die Strangulation der sich kreuzenden Nervenstränge beiträgt, gelangt auch der von unten umgreifende Nervenstrang mit dem dorsalen in eine Ebene. Der ganze Neuraxon bietet jetzt, von der Dorsalseite aus betrachtet und das Rohr geschlitzt gedacht, schematisch das Bild zweier median verklebter Bänder, die man dicht hinter einer vorderen Anschwellung übers Kreuz gelegt und ihrer ganzen übrigen Länge parallel nebeneinander gelagert hat. Das Nervenrohr kann natürlich nur bis zur primären Kreuzungsstelle, dem Infundibularfortsatz, reichen, und es muß sich, wie vorher auseinandergesetzt wurde, beim weiteren Längenwachstum in einen dorsalen und vorne konvexen Bogen legen, der sich mit dem nach vorne gekehrten Teil seiner dorsalen Wand in die mehr kompakte Masse des Protoneuraxons hineingräbt. So lagert sich die Hauptmasse des Protoneuraxons (Großhirn, Tectum opticum) vorne und dorsal der dorsalen Wand des vorderen Hirnrohrstückes auf (Fig. 6), wenngleich ein Teil auch seitwärts (Thalamus) und sogar ventral das Hirnrohrende umgreift. Der Protoneuraxon ist gewissermaßen handschuhförmig oder haubenförmig über das vordere Hirnrohrende gestülpt, dorsal aber viel weiter als ventral. So erklärt es sich, warum die mächtigsten Hirnteile, die vor der Kreuzung liegen (Großhirn, Tectum opticum) als dorsale Bildungen des Hirnrohres angelegt werden. Die

ventrikulären Höhlen dieser Teile gehören aber ganz zum Deuteroneuraxon, dessen Rohr mit sekundären Ausstülpungen sich in die Masse des Protoneuraxons hineingräbt. (Seitenventrikel.) Die Wandung der Höhlen und die daraus sich bildenden grauen Massen gehören also überall dem Deuteroneuraxon an.

Vielleicht, sagt Spitzer, ist dieses Verhältnis des Protoneuraxons zum Hirnrohr geeignet, auf einen merkwürdigen Gegensatz im Bau des Großhirns und des Rückenmarks einiges Licht zu werfen. Die graue Substanz des Medullarrohres entwickelt sich aus den den Zentralkanal begrenzenden Zellen, während die weiße Substanz an den nach außen gewendeten Fortsätzen der Ganglienzellen entsteht und zur Verbindung der mehr innen entstehenden Ganglienzellen mit äußeren Organen oder entfernten Hirnteilen dient. Daraus erklärt es sich, daß die graue Substanz des Rückenmarks ihrer Matrix, der Innenfläche des Zentralkanals näher gelagert ist, als die weiße. Auf die offene Medullarplatte bezogen, liegt die graue Substanz oben, die weiße unten. Das vor der Kreuzungsstelle gelegene Stück des Zentralnervensystems hat aber eine umgekehrte Lage. Hier ist das Grau gegen die Höhle des Löffels also ventral, das Markweiß dorsal gerichtet, und so bleibt es auch nach der Ausschaltung der Nervenmasse von der inneren Bekleidung des Mundtrichters durch zwischengeschobene Schleimhaut und Bindesubstanz. Indem nun das sich vorwölbende Hirnrohr mit seiner dorsalen Wand über diesen Teil des Zentralnervensystems hinüberrollt, oder der Protoneuraxon nach oben und rückwärts wie ein Mantel über das Hirnrohr hinübergeschlagen wird, der Protoneuraxon also mit seiner freien dorsalen Fläche sich an das Hirnrohr anlagert und eine zweite Außenhülle um die sekundären Ausbuchtungen des Rohres bildet, kommt die ursprünglich dorsale weiße Fläche dieses Mantels nach innen auf die Ventrikelwand, die graue aber nach außen zu liegen. So erklärt es sich, warum am Großhirn umgekehrt, wie am Rückenmark das Rindengrau nach außen, das Markweiß nach innen dem Ventrikel zugewandt ist. Auch im Tectum opticum liegt der motorische Tractus tecto-bulbaris und -spinalis als tiefes Mark in unmittelbarer Nachbarschaft des deuteraxialen Zentralorgans also tiefer als das Ursprungsgrau dieser Bahnen. Und dasselbe zeigt sich beim dritten epenzephalen Gebilde, dem Kleinhirn.

Eine Schwierigkeit findet der Autor allerdings beim Kleinhirn. Läßt er es als ein Bestandteil des Deuteraxons gelten, so sind zwar die Verbindungen mit dem Rückenmark homolateral und mit den zerebraleren Teilen gekreuzt (Bindearme), aber das Lageverhältnis

von Rindengrau und Markweiß ist der sonstigen Lagerung dieser beiden Bestandteile entgegengesetzt. Diese Lagerung wird aber erklärlich, wenn man das Kleinhirn als Protoneuraxonteil auffaßt. Tut man letzteres, so muß man nach *Spitzer* zur Erklärung seiner Verbindungen eine nachträgliche Vertauschung seiner beiden Seiten annehmen, und diese sei vielleicht erfolgt als eine Anpassung an die benachbarten Deuteroneuraxonteile, deren Einwirkung es als weitest vorgeschobener Protoneuraxonteil am meisten ausgesetzt war. Durch die Drehung des Kleinhirns um die Vertikalachse seien auch die Trochleariswurzeln gekreuzt worden, die ursprünglich als dorsale motorische Wurzeln (wie die Faziales) am hinteren Rande des Cerebellum dorsal und seitlich ausgetreten wären. Die Selbständigkeit dieser aufgestülpten dorsalen Teile des Protoneuraxons ist nach *Spitzer* auch ontogenetisch angedeutet. Sie sind pilzartig dem übrigen Rohre aufgesetzt und auch am entwickelten Gehirn läßt sich die Grenze stellenweise ziemlich scharf bezeichnen. So grenzt sich am Mittelhirn das zum Protoneuraxon gehörige Tectum opticum, das mit dem Großhirn direkte, mit den tieferen Zentralgebieten gekreuzte Verbindungen eingeht, ziemlich scharf ab vom Zentralgrau um den Aquaeductus, das bereits peripher von der Kreuzung der zentralen Bahnen gelagert ist, da aus ihm die peripheren Nerven (Oculomotorius, Trochlearis, Quintus mesencephali) entspringen. Nicht überall bleibt aber die genetische Abgrenzung so gut erhalten. Die Eingrabungen der deuteroaxialen Ventrikelhöhlen in die Protoneuraxonmasse bzw. die Ausstülpungen der letzteren auf die erstere bringt die verschiedenen Teile beider Hauptabteilungen in nähere Beziehungen.

Um die anderen nicht an der Torsionsstelle gelegenen Kreuzungen und die in der Phylogenese sich überhaupt zeigenden weiteren Ausgestaltungen der kreuzenden Systeme zu erklären, stellt *Spitzer* drei wichtige, den feineren Bau der Neuraxe beherrschende Bauprinzipien auf:

1. Das Prinzip der Kondensation des funktionell Zusammenwirkenden. Es bewirkt, daß wie die funktionell gleichartigen, so auch die zu einer höheren funktionellen Einheit zusammenwirkenden Elemente (graue wie weiße Substanz) sich im Laufe der Phylogenese zu einer anatomischen Einheit kondensieren und sich von dem Fremdartigen immer mehr abgrenzen.

2. Das Prinzip der Dissemination oder Dissoziation des Indifferenten und ungleich Differenzierten. Es drückt aus, daß das noch

Undifferenzierte, Indifferente zum Teil passiv über ein möglichst großes Gebiet zerstreut wird, um das Material für lokalisierte, durch örtliche Faktoren bewirkte Differenzierungen zu liefern, und daß sich auch das ungleichartig Differenzierte, dessen einzelne Produkte auseinander streben, anatomisch von der unifizierenden Wirksamkeit der elterlichen Funktion zu befreien trachtet.

3. Das Prinzip der kleinsten Strecke. Es besagt, daß die Natur bei der Herstellung irgendeiner Verbindung oder beim Aufbau eines Organs den möglichst kürzesten Weg zur Erreichung ihres Zieles einschlägt.

Alle drei Prinzipien wirken in dem Sinne, daß sich Teile des Protoneuraxons wie des Deuteroneuraxons aneinander vorbei in das Gebiet der anderen Hauptabteilung vorschieben und so die Grenzen beider Gebiete verwischen. Sie wirken analog auch auf die Lokalisation der Kreuzung. Ursprünglich liegt die Kreuzung am Vorderende des Hirnrohres in der Nachbarschaft des Infundibulum. Ihre noch indifferenten oder funktionell auseinanderstrebenden Elemente werden aber bald nach dem Prinzip der Dissoziation über die ganze Hirnraphe zerstreut, um dann nach dem Prinzip der Kondensation an verschiedenen Punkten zu funktionell gleichartigen oder gleichzieligen Gruppen vereinigt zu werden. An welchen Punkten sich die einzelnen Kreuzungen kondensieren, dafür können physiologische, systematisch-anatomische und auch mechanische Momente (Flechsig) in Betracht kommen. Für die Lage der Optikuskreuzung war die Lage der Augen wahrscheinlich an der Grenze von Proto- und Deuterosoma, für die Schleifenkreuzung vielleicht die Lage der Hinterstrangskerne maßgebend, für die Pyramidenbahn vielleicht die funktionelle Zusammengehörigkeit mit der Schleife. Die Kreuzung als ganzes Phänomen erfordert aber zu ihrem Zustandekommen eine universelle und einheitliche Ursache, während die spezielle Lokalisation der Einzelkreuzungen eine lokalisierte und fallweise verschiedene Teilursache voraussetzt.

Ein weiterer Effekt der vorher erwähnten drei Prinzipien besteht darin, daß zwei sich kreuzende Stränge, die sowohl bei der Urkreuzung als auch bei den speziellen Kreuzungen anfangs einfach übereinander gelagert waren, im Laufe der Phylogenese in immer kleinere und zahlreichere Einzelbündel zerfallen, die sich verflechten, bis eine vollständige gegenseitige Durchdringung der Kreuzungsbündel zustande kommt (z. B. die sich verändernde Optikuskreuzung, einmal aus zwei übereinander liegenden Bündeln bei niederen Wirbeltieren und aus ihrer Verflechtung bei höheren).

Auch Spitzer ist der Ansicht, daß sich die partielle Kreuzung erst aus der totalen herausgebildet hat. Dabei hätten funktionelle Faktoren eine große Rolle gespielt, wobei der Hauptfaktor das Prinzip der Kondensation des funktionell Zusammenwirkenden gewesen sei. Das Vertebratenauge stellt nach Ansicht des Autors vielleicht das Kondensationsprodukt segmentaler, oder doch in mehrfacher Zahl auftretender Organe dar. Da der Protoneuraxon mit den deuterosomatischen Sinnesorganen in gekreuzter, mit den prosomatischen jedoch in ungekreuzter Verbindung steht, so muß ein Organ, das aus der Konzentration von Elementen entstanden ist, die zwar alle derselben Seite, aber zum Teil dem Proto-, zum Teil dem Deuterosoma angehört haben, sowohl mit dem gleichseitigen als auch mit dem gekreuzten Protoneuraxon (Dachhirn) verbunden sein. Die weitere Zu- und Abnahme der ungekreuzten Fasern mag dann vom Gebrauch oder Nichtgebrauch abhängen, woraus sich die Übereinstimmung der anatomischen Ausbildung mit der funktionellen Verwertung der partiellen Kreuzung erklärt.

Wahrscheinlich dünkt es dem Autor, daß die homolaterale Beziehung überhaupt erst sekundär entsteht. Auch hier spielt das Prinzip der Kondensation die Hauptrolle. Dabei können einzelne Sinnesorgane von Haus aus einheitlich sein, da sich die hier in Betracht kommende Kondensation hauptsächlich im Zentralnervensystem abspielen dürfte, indem die zentralen Bahnstücke derjenigen Fasern, die in enge funktionelle Beziehungen zu Faserenden der anderen Seite treten, zu diesen hinüberwandern. Dieses Hinüberwandern geschieht aber nicht in der Weise, daß die Fasern ihre ursprünglichen Verbindungen aufgeben und neue in der homolateralen Hirnhälfte anknüpfen, sondern das zentrale Faserstück wandert samt seiner End- oder Ursprungszelle zu den Synergiden der anderen Seite, wobei eine Verbindung mit den Elementen der ehemals gleichseitigen Hirnhälfte lang ausgezogen wird, um zu der nunmehr kontralateralen Hälfte hinüber zu ziehen. Das späte Auftreten des Balkens hängt vielleicht zum Teil hiermit zusammen.

Indem so das Prinzip der Kondensation die totale Kreuzung in eine partielle umzugestalten sucht, wirkt es nach Spitzers Ansicht zum Teil auch der Symmetrietendenz des Körpers entgegen, da es bestehende Asymmetrien zu verstärken trachtet (z. B. Sprachzentrum). Die asymmetrischen Bildungen im Zentralorgan wären dann Zeichen einer höheren Entwicklungsstufe.

Ich habe die Arbeit Spitzers so ausführlich wie möglich referiert, viele Stellen sind sogar fast wörtlich zitiert; und zwar ge-

schah das, weil ich manches aus der Arbeit für recht wertvoll halte, wenn ich auch glaube, daß auch Spitzers Lösungsversuch gescheitert ist.

Spitzers Arbeit zerfällt in drei Abschnitte. Es sind gleichsam drei Truppenabteilungen, die zu einem Ziele angesetzt werden. Einmal glaubt er auf Grund seiner Forschungen über die Phylogenese des tierischen Körpers den Aufbau dieses Körpers so konstruieren zu können, daß es zur Torsion des Neurostomalrohres kommt. Die dadurch bedingten Überlagerungen der beiden Hälften der Neuralplatte vor der Spitze der Chorda dienen ihm dann als Hauptbasis zur Begründung seiner Hypothese über das Zustandekommen der Kreuzungen im Zentralnervensystem, und drittens braucht er verschiedene Hilfstruppen in Gestalt seiner drei Bauprinzipien, um die ganze Ausgestaltung der Faserkreuzungen erklären zu können.

Ob sich der Vertebratenkörper aus seinem wirbellosen Verfahren so entwickelt hat, wie Spitzer es darlegt, ist nicht zu beweisen. Man muß anerkennen, daß der Autor sich große Mühe gegeben hat, für das schwer zu lösende Problem eine Lösung zu finden. Aber man darf nicht aus dem Auge verlieren, daß es eine künstliche Konstruktion ist. Andere Forscher, wie z. B. v. Kupffer, Gaskell, Delsman u. a. haben das Problem zu lösen versucht, ohne zu dem Mittel der Torsion zu greifen. v. Kupffer und Gaskell haben besonders den Larvenzustand von Petromyzon zur Grundlage ihres Studiums gemacht, weil dieses niedere Wirbeltier in seinem längere

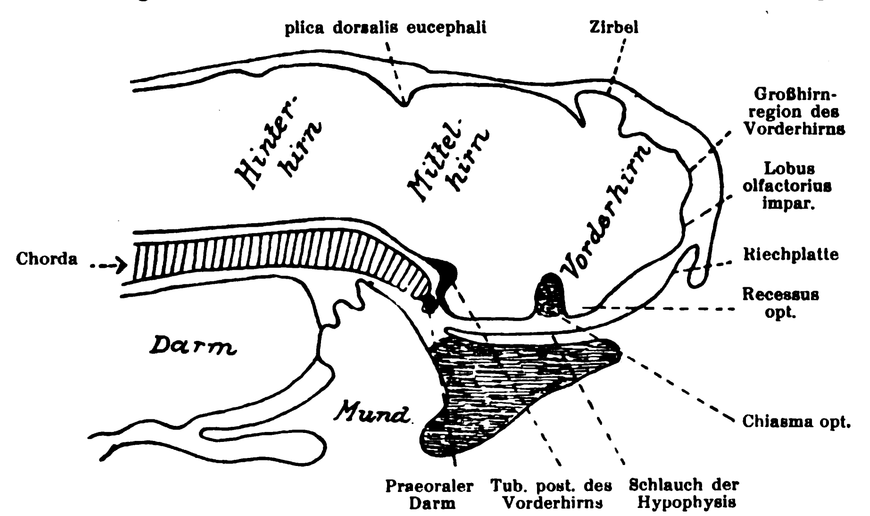


Fig. 7. Ammocoetes Planeri, 4 mm lang, Kopf median durchschnitten; die Durchbohrung der Rachenhaut leitet sich ein. Nach C. v. Kupffer.

Zeit sich erhaltenden Larvenzustande noch am ehesten anchestrale Bildungen erkennen läßt. Wie sich das Zentralnervensystem, speziell das Gehirn und die ganze Kopf- und vordere Intestinalregion allmählich ausbilden, zeigen die von C. v. Kupffer gegebenen Figuren 7 und 8. Ich stelle diese Figuren hier zum Vergleich mit den Spitzerschen hin und will nur erwähnen, daß hier von einer Torsion nichts angedeutet ist, und daß die letzte Ablösungsstelle des Neuralrohres von dem Ektoderm ganz vorne an der Riechplatte ist. v. Kupffer, der zunächst auch das Ende der Hirnachse in die Infundibularregion verlegt hatte, ist später davon zurückgekommen und sieht das Ende der Achse nunmehr am vorderen Neuroporus. Es ist ferner bemerkenswert, daß sich nach v. Kupffer das Neuralrohr im frühesten Bildungsstadium als ein durchgehends kompakter Strang erweist.

Welche Bedeutung Gaskell gerade dem Ammocoetes in der phylogenetischen Entwicklungsreihe zuweist, soll weiter unten ausführlich erläutert werden.

Es ist, soviel ich sehen kann, bei allen Forschern, die sich mit der Bildung des Wirbeltierkörpers aus dem der Wirbellosen beschäftigt haben, von einer Torsionserscheinung in der Weise, wie sie Spitzer darstellt, nichts zu finden.

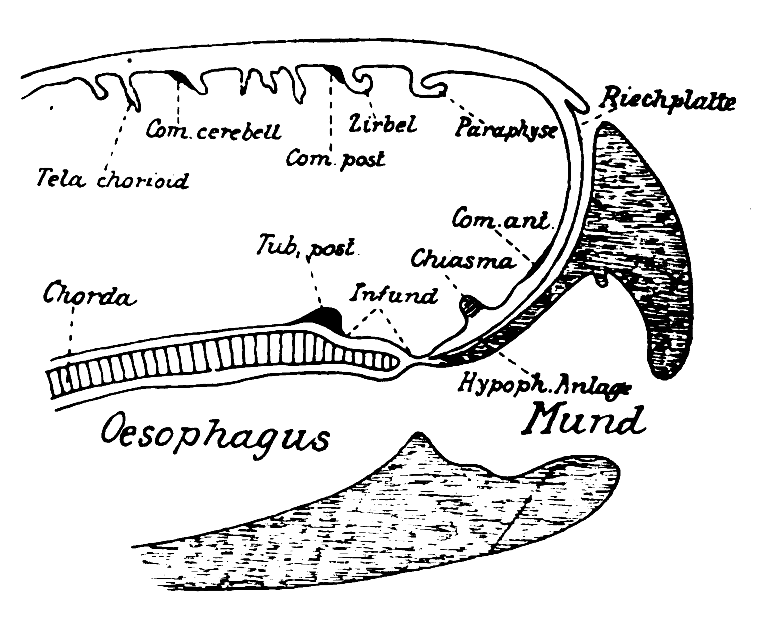


Fig. 8. **Kombination zweier Medianschnitte durch Kopf und Hirn von Ammocoetes Planeri (6 mm bis 9 cm lang). Nach C. v. Kupffer.**

Indessen nehmen wir nun einmal an, es hätte sich im Laufe der Entwicklung alles so abgespielt, wie Spitzer auf Grund seiner Erwägungen glaubt, daß es tatsächlich geschehen ist. Findet bei dieser Annahme und in diesem Vorgange das Phänomen der Kreuzung der zentralen Nervenbahnen seine Erklärung? Spitzer geht von der Neuralplatte aus, die nach ihm aus zwei Längsbändern oder Strängen besteht, von denen jeder ursprünglich hauptsächlich der homolateralen Seite angehört. Das kann doch nur so zu verstehen sein, daß die Nervenzellen und Nervenfasern, aus denen diese Bänder bestanden, ganz wesentlich Stationen und Leitungswege zur nervösen Versorgung der homolateralen Körperhälfte waren; möglicherweise sind auch ein paar kreuzende Fasern vorhanden gewesen, die gar keine Rolle spielten. Näheres sagt er darüber nicht, man muß es nur aus dem Worte „hauptsächlich" schließen. Aber nehmen wir an, Spitzer hätte auch darin Recht (wir werden weiter unten darauf noch näher eingehen), daß die Fasern fast sämtlich der homolateralen Hälfte angehören. Nun erfolgt also die Torsion in der Infundibularregion, und dadurch legen sich die homolateralen Stränge über Kreuz. Die vor dem Drehungspunkt gelegenen beiderseitigen Anteile des Zentralnervensystems werden dabei in ihrer Lage nicht verändert, sie bleiben also, wie man natürlich annehmen muß, auch weiter homolateral orientiert. Bloß, meint der Autor, sind sie entsprechend der reichlichen Anlage von Sinnesorganen am vorderen Körperende weit voluminöser als die hinteren Abschnitte des Zentralnervensystems und legen sich im Laufe der weiteren Entwicklung dem vorderen Teil des Deuteroneuraxon haubenartig auf. (Fig. 6.) Sieht man zunächst davon ab, daß durch die Drehung nicht nur der rechte Strang links und der linke rechts zu liegen kommt, sondern daß auch das, was dorsal war, nunmehr ventral gelagert wird, so kann man nur feststellen, daß der vor der Drehung bestehende Zustand durch die Torsion zwar an einer Stelle geändert ist, indem an der Einschnürungsstelle eine kompakte Kreuzung der diese Stelle passierenden Nervenbahnen eingetreten ist, im übrigen aber der Zustand des Faserverlaufs der übrigen Bahnstrecken ganz unverändert bleibt, indem alle Fasern, die nicht die Torsionsstelle passieren, wie vorher homolateral verlaufen, nur daß die ehemals links gelegenen Zentralstationen kaudal von der Kreuzungsstelle nun rechts liegen und umgekehrt. Da ja aber auch eine Drehung des ganzen entsprechenden Körperteiles stattgefunden hat, so versorgt jede Nervenstation doch wieder die gleiche homolaterale Körperregion und eine weitere Kreuzung findet durch den Vorgang doch unmittelbar nicht statt.

Es sind bei den Wirbellosen, besonders bei der weiteren Entwicklung aus dem Larvenzustande Verschiebungen und Umlagerungen von Organen mit ihren zugehörigen Nerven mehrfach beobachtet worden und unter dem Namen der Chiastoneurie bekannt. In den Figg. 9 und 10 sind diese Vorgänge dargestellt.

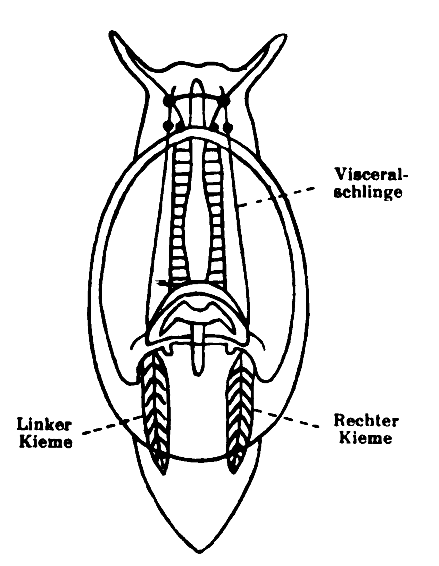


Fig. 9. Schema des homolateralen Verlaufes der Visceralschlingen des Nervensystems bei Gastropodenlarven (Schnecken). Nach Claus-Grobben.

Fig. 9 zeigt schematisch den Larvenzustand eines Gasteropoden, bei welchem jeder Viszeralstrang zu dem homolateral gelegenen Kiemen verläuft. Fig. 10 zeigt die eingetretene Verlagerung und die dadurch eingetretene Kreuzung der Viszeralschlingen. Niemals aber ist beobachtet worden, daß solche durch Organverlagerungen eingetretene Nervenkreuzung weitere Nervenkreuzungen im Gefolge gehabt hat.

Konzediert man also dem Autor auch den Torsionsvorgang in der Infundibularregion, so wird dadurch nur eine kompakte lokale Kreuzung hervorgerufen, nicht aber ist dadurch die Allgemeinerscheinung, daß sich im gesamten Zentralnervensystem die Faserbahnen zum überwiegenden Teil kreuzen, erklärt. Das hat der Autor auch wohl herausgefühlt, und deshalb muß er nun zu Hilfsmitteln greifen, um das Entstehen der allgemeinen Kreuzung verständlich zu machen. Trotzdem darf man nicht verkennen, daß auch er die allgemeine Kreuzung von einer primären lokalen ableitet. Damit folgt er nun doch der gleichen Linie wie Flechsig und Ramon y Cajal. Obwohl er die Deutungsversuche der genannten Autoren energisch ablehnt, da sie kein allgemeines Prinzip kausal zu erklären versucht hätten, verfällt er demselben Fehler, ohne sich dessen recht bewußt zu sein. Wie gesagt, Spitzer tut auch nichts anderes, wie die genannten Autoren. Denn um nun von seiner durch die Torsion zustande gekommenen lokalen Kreuzung die allgemeine zu erklären, stellt er seine drei die Neuraxe beherrschenden Bauprinzipien der Kondensation, der Dissemination

und der kleinsten Strecke auf. Diese Faktoren spielen in der Entwicklung des Nervensystems zweifellos eine große Rolle, aber so allgemein verwendet sind sie ein bequemes und sehr gefährliches Mittel, mit dem man einen vermeintlichen Vorgang leicht beweisen kann; aber ebenso könnte ein anderer durch dieselben Hilfsmittel auch das Gegenteil beweisen.

Die kompakte Kreuzung in der Infundibularregion wird nach Spitzer zunächst durch Dissemination zersplittert, sie löst sich in zahlreiche Bündel auf. Diese rücken nun kaudalwärts und deren Fasern überschreiten in der ganzen Ausdehnung des Deuteroneuraxons die Mittellinie. Das ist natürlich leicht möglich. Indessen, wenn es geschehen ist, so muß es in der Entwicklung etwas schnell vor sich gegangen sein, denn sonst müßte man doch bei den niedersten Vertebraten in der Infundibulargegend die Hauptkreuzung und in den anderen Regionen gar keine oder nur ganz spärliche sehen. Das ist aber absolut nicht der Fall. Man findet gleich bei den niederen Vertebraten überall ziemlich dieselben Verhältnisse, bald diffuse Kreuzungen, wie gerade in der Infundibularregion, bald kompakte Kreuzungen, wie Optikus, Schleifenkreuzung etc. Diese Eigentümlichkeit läßt also doch wohl Zweifel aufkommen, ob die Entwicklung sich so zugetragen hat, wie Spitzer es annimmt.

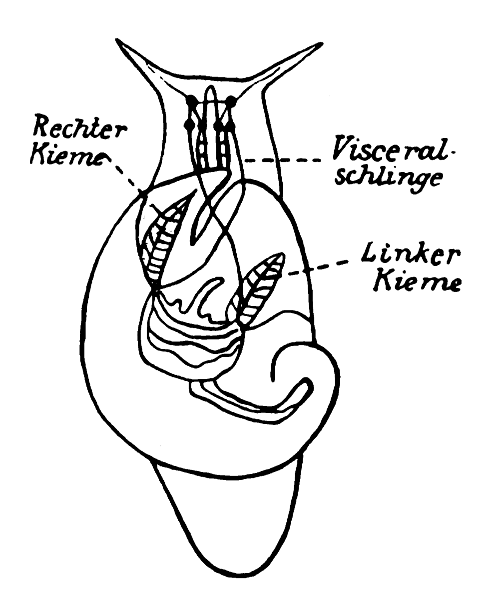


Fig. 10. Schema der Kreuzung der Visceralschlingen des Nervensystems (Chiastoneurie) bei Gastropodenlarven.
Nach Claus-Grobben.

Aber sehen wir einmal davon ab, daß man die kompakte Kreuzung in der Infundibulargegend selbst bei den niedersten Vertebraten nicht mehr findet. Nehmen wir an, daß die ursprünglich zusammenliegenden kreuzenden Bündel sich zersplittert und auf die Neuralachse verteilt haben. Dann können es aber doch nur diejenigen gewesen sein, welche ursprünglich in dieser kompakten Kreuzung zusammengelegen haben, die also Zentren der beiden Protoneuraxonhälften mit Zentren der Deuteroneuraxonhälften in Verbindung

setzten. Gewiß können diese Faserbahnen im Laufe der Entwicklung zugenommen haben, aber doch immer nur soweit sie zu den Systemen gehören, die ursprünglich durch den Torsionsvorgang in die Kreuzung gekommen sind. Oder glaubt der Autor, daß sich nun auch alle anderen Systeme, sowohl die schon vorhandenen, als auch die in der weiteren phylogenetischen Entwicklung entstandenen sich dieser primären Kreuzung angeschlossen haben und ihrem Verlaufe gefolgt sind, wie eine Herde einfach seinem Führer folgt? Es ist das von Spitzer kaum zu glauben, da er so energisch gegen diese Vorstellung bei Ramon y Cajal protestiert hat. Im übrigen Bereich der Neuralachse brauchten also keine anderen Kreuzungen mehr stattzufinden, da sich ja bei der Torsion nicht nur die Neuralachse, sondern mit Ausnahme der Chorda auch die Teile des Deuterosoma mitgedreht hatten. Ersteres wäre ja ohne das letztere auch gar nicht möglich gewesen. Die kaudal von der Infundibularregion liegenden Zentren standen zwar nach der Torsion mit Zentren des Protoneuraxon in gekreuzter Verbindung, unter sich aber und mit der ihnen zugehörigen, auch durch die Torsion nicht veränderten Körperhälfte in ungekreuzter. Warum sollte sich nun auch bei ihnen eine Kreuzung vollzogen haben? Und doch bestehen natürlich Kreuzungen kaudal von der Infundibulargegend genug, die zu Zentren Beziehungen haben, welche weit ab von der Torsionsstelle liegen. Spitzer kann also durch seine Torsionshypothese zwar die lokale Infundibularkreuzung und deren eventuelle Zersplitterungen und Lagerungen kaudalwärts erklären, nicht aber die zahlreichen anderen resp. die allgemeine Kreuzung der Nervenfasern, welche das gesamte Zentralnervensystem beherrscht.

Die ganze Sache wird aber noch merkwürdiger, wenn wir das prüfen, was Spitzer über das Protoneuraxon sagt. Dieses Protoneuraxon ist also die vor dem Infundibulum dorsal vom Mundtrichter gelegene zentrale Nervenmasse, die infolge der in der Kopfregion gelagerten zahlreichen kondensierten Sinnesorgane eine besondere Mächtigkeit erlangt hat. Diese Nervenmasse, bilateral symmetrisch wie diejenige des Deuteroneuraxons, soll sich allmählich über den ventrikelartig aufgeblähten vordersten Teil des dem Deuteroneuraxon zugehörigen Neuralrohres haubenartig hinübergelegt haben, so daß sie gleichsam die Rindenschicht des vorderen Abschnittes des Neuralrohres bildete. Diese Schicht reicht vom Infundibulum nach vorn, aufwärts und dann nach hinten bis event. zum Kleinhirn.

Nehmen wir einmal wieder an, daß der Entwicklungsvorgang sich so abgespielt hat, wie Spitzer es angibt. Was ergibt sich

daraus für das Problem der Kreuzungen der Nervenbahnen? Auch hier können keine anderen Kreuzungen bestehen als diejenigen, welche mit der Torsionskreuzung am Infundibulum in Verbindung sind, denn bezüglich der Lagerung der Protoneuraxonteile hat sich mit Ausnahme, daß sie sich auf die vordere Wand der Neuralachse aufgestülpt haben, nichts verändert. Was vorher auf der rechten Seite lag, liegt nachher ebenso rechts und umgekehrt mit links. Jedenfalls ist nach der Spitzerschen Hypothese die Sehnervenkreuzung nicht zu erklären. Im Gegenteil bestände seine Annahme zu Recht, so müßten die Sehfasern eigentlich vollkommen ungekreuzt verlaufen. Denn die Sehfasern, welche Ganglienmassen mit den homolateral gelegenen seitlichen Augen verbinden, gehören doch dem Protoneuraxon an und liegen zunächst wenigstens, bevor das Protoneuraxon sich über den vorderen Teil des Deuteroneuraxon überstülpte, weit vor der Infundibular-, also vor der Torsionsgegend. Sie haben also an der Drehung keinen direkten Anteil. Dadurch, daß nun diese Ganglienmasse, wie Spitzer annimmt, sich über das Dach des Neuralrohres schiebt, und sich im Laufe der Phylogenese zum Dach des Mittelhirns entwickelt, wird doch an dem homolateralen Verhältnis zwischen Ganglienmasse, Sehfasern und Auge nichts geändert. Nun könnte man annehmen, daß die Sehfasern indirekt bei dem Torsionsvorgang in der Infundibularregion mitbeteiligt werden und als Nachbarfaserung gleichfalls gekreuzt werden. Das könnte geschehen, wenn ihre Ganglienmassen gleichfalls verschoben würden, d. h. die links gelegene nach rechts und die rechts gelegene nach links gerückt würde. Man müßte also annehmen, daß die den Optici zugehörigen Ganglienmassen zur Zeit der Torsion unmittelbar in der Nachbarschaft der Torsionsstelle gelegen haben. Das ist aber nach dem Vorgang der Überstülpung, wie ihn Spitzer schildert, und auch sonst nicht sehr wahrscheinlich. Bei dem Versuch, die Chiasmakreuzung zu erklären, verwickelt sich der Autor noch weiter in unlösbare Widersprüche. Obwohl er der Ansicht ist, daß allgemein die partielle Kreuzung erst aus der totalen hervorgegangen ist, postuliert er doch für die Optikuskreuzung von vornherein eine partielle (vergl. S. 26).

Schließlich, kann man sagen, artet die Arbeit Spitzers in vollkommene Willkür aus. In der Überstülpung des vorderen Teiles des Neuralrohres mit den Ganglienmassen des Protoneuraxons glaubt Spitzer auch die Ursache gefunden zu haben, warum die weißen Fasermassen des Großhirns und der Vierhügel nach innen vom Grau gelagert sind, während beim Rückenmark das umgekehrte Verhältnis

besteht. Diese Schwierigkeit wäre gelöst, wenn das Verhältnis der grauen Masse zur Fasermasse beim Kleinhirn sich so verhielte wie beim Rückenmark. Leider verhält es sich nicht so. Was also tun? Spitzer ist nicht verlegen. Paßt die Sache zum Rückenmark nicht, dann nimmt man eben das Kleinhirn noch mit zum Protoneuraxon. Aber da begegnet er einer neuen Schwierigkeit, die er bei der Optikuskreuzung, wie vorher erläutert wurde, ganz übersehen hatte. Das Kleinhirn hat nämlich eine gekreuzte Verbindung durch die Bindearme, während es als Protoneuraxonteil eine ungekreuzte haben müßte. Wieder eine Verlegenheit! Was nun tun? Spitzer weiß sich schnell zu helfen. Das Kleinhirn hat im Laufe seiner Entwicklung seine rechte Hälfte mit der linken und umgekehrt vertauscht, d. h. es hat sich nach Ansicht des Autors um seine vertikale Achse gedreht. Dadurch sind auch gleichzeitig die Trochleariswurzeln gekreuzt worden. Wie herrlich! Zwei Schwierigkeiten sind mit einem Male überwunden und damit ist die Hypothese auf der ganzen Linie zum Siege geführt. Indessen mit solcher Willkür kann man alles beweisen, nur daß von diesem Beweise vielleicht nur einer überzeugt ist, nämlich der Autor und dieser wahrscheinlich auch nicht ganz.

Andere Autoren leiten die nervöse Substanz des Palliums aus der primitiven membranösen Wand der Gehirnanlage selbst ab. So sagt Johnston diesbezüglich: „Es erübrigt, noch die Spur zu erwähnen, die wir hinsichtlich des Schicksals des Palliums der Ganoiden und Teleostier haben. In dem Epitheldach des Vorderhirns von Acipenser finden sich weit weg von einer massiven nervösen Wandung einige Nervenzellen und -fasern, welche nach der Golgischen Methode imprägniert worden sind. Die Fasern bilden ein kleines Bündel, welches über die zephalische Fläche des Palliums hinabgeht und ins Corpus striatum eintritt. Hier ist der Beweis, daß das membranöse Pallium der Ganoiden nervöse Substanz enthält, welche die Anlage der dorsalen Rinde der höheren Formen bildet. Obwohl eine größere laterale Rinde im oberflächlichen Teile des Corpus striatum vorhanden war, müssen die obigen Resultate als Beweis gelten, daß wenigstens ein großer Teil der Rinde der höheren Wirbeltiere in situ von dem Material des membranösen Palliums des Fischvorderhirns sich entwickelt hat."

Der Rádlsche Lösungsversuch.

Indem ich nun noch zur Besprechung der Rádlschen Hypothese übergehe, erwähne ich zunächst, daß der Autor die Spitzer-

sche Hypothese verwirft, indem er anführt, daß an dem Vorhandensein der gekreuzten Nervenbahnen bei den Arthropoden und Würmern die ganze von Spitzer gegebene Erklärung scheitert.

Rádl gibt eine außerordentlich genaue Beschreibung der histologischen Verhältnisse der optischen Ganglien bei den Wirbellosen. Die Nervenbahnen, welche diese optischen Ganglien einer Seite unter sich und mit dem Gehirn verbinden, sind bei vielen Vertretern gekreuzt, bei einzelnen ungekreuzt. Der Autor fand nun, daß die Stellung dieser einzelnen Ganglien, die in Schichten gelagert sind, bei denjenigen Wirbeltieren, bei denen sich die unilateralen Kreuzungen finden, eine andere ist als bei denjenigen, bei denen keine Kreuzungen bestehen. Während in dem einen Falle die Schichten gleichmäßig konzentrisch zueinander gelagert sind, sind sie im anderen Falle so gelagert, daß z. B. das folgende (proximale) wie um 180° gedreht zu sein scheint, so daß es nun der distalen Schicht seine Kehrseite zuwendet. Es kann aber auch der umgekehrte Zustand vorkommen, d. h. bei Inversion eines Ganglion kann Nichtkreuzung der Bahnen bestehen. Der Autor konstatiert nur diese Korrelation zwischen der Lagerung der Schichten und der unilateralen Kreuzung resp. Nichtkreuzung, ohne behaupten zu wollen, daß wirklich eine Drehung um 180° stattgefunden hat. Um eine klare Vorstellung des Verhältnisses zu geben, braucht er folgendes anschauliche Bild: „Man stelle sich die Ganglien als eine Reihe von hintereinander stehenden Männern vor; alle Männer sehen nach vorne und jeder nachfolgende hält seine Arme auf den Schultern des vorausstehenden; einige halten ihre Arme parallel, andere gekreuzt. Die Männer stellen Ganglien, ihre Hände die Leitungsbahnen dar. Es kommen nun Abweichungen von dieser normalen Struktur vor, welche sich so veranschaulichen lassen, daß sich ein Mann in jener Reihe nach hinten dreht, ohne die Hände von den Schultern des Vordermannes wegzuziehen; hielt er ursprünglich seine Hände gekreuzt, so überführt er sie jetzt in die parallele Lage und umgekehrt.“ Daraus ergibt sich, daß bei einer solchen Inversionsstellung sowohl eine Kreuzung bestehen, als auch in anderen Fällen, verschwinden kann. Zum Unterschiede von diesen unilateralen Kreuzungen,“ so fährt Rádl fort, „stellt die Chiastoneurie eine bilaterale Nervenkreuzung dar und erlaubt uns unsere Deutung der Nervenkreuzungen auch auf Fälle von bilateralem Chiasma zu erweitern.“ — „Wird ein Ganglion um eine im Ganglion selbst liegende Achse um 180° gedreht, so entsteht ein unilaterales Chiasma (oder es wird dieses Chiasma, wenn früher vorhanden, aufgelöst); werden dagegen zwei symmetrisch zur Mittellinie des Kör-

pers liegende, analoge Ganglien um eine auf der Mittellinie senkrecht stehende Achse um 180° gedreht, so entsteht ein bilaterales Chiasma." — „Jedenfalls steht fest, daß im organischen Reich Fälle vorkommen, wo die ursprünglich rechtsseitigen Organe nach der linken Seite und umgekehrt verschoben sind, und wo damit die Nervenkreuzung in Korrelation steht."

Rádl sagt weiter bezüglich der Sehnervenkreuzung: „Die Sehnervenkreuzung kommt bei allen Wirbeltieren vor, und nur in Gedanken können wir uns ein Wirbeltier konstruieren, welches ungekreuzte Sehnerven besitzen würde. Wir wissen bereits, daß mit der Auflösung des Chiasma in ungekreuzte Nervenstränge eine Drehung beider Netzhäute um 180° in der Horizontalebene verbunden sein müßte; wie würden die Augen dieses hypothetischen Organismus beschaffen sein? Denken wir uns beide Netzhäute mit einer festen in ihrem Mittelpunkte drehbaren Achse verbunden und drehen wir dieselbe um 180°; die linke und die rechte Netzhaut würden ihre Lage am Kopfe miteinander wechseln und ihre Rückseite dem Licht zuwenden; die jetzt vom Licht abgewendeten Stäbchen würden dem Lichte zugekehrt sein und an den Glaskörper stoßen; der Sehnerv würde nicht mehr die Netzhaut durchzubohren brauchen, denn er würde sich auf der Innenfläche der Netzhaut verbreiten; das Auge würde normal gegen das Licht orientiert sein; ein Wirbeltier ohne Sehnervenkreuzung würde Sehorgane besitzen, welche den Kephalopoden- oder den Alciopeaugen ähnlich sehen würden. Es ist aber noch eine andere Eventualität denkbar; bei der Auflösung des Chiasmas brauchten die invertierten Augen an der Bewegung nicht teilzunehmen, dagegen die optischen Zentren im Gehirn, in welchen der Sehnerv endigt, sich um 180° drehen; das rechte Mittelhirndach würde dann auf der linken Gehirnseite, das linke auf der rechten liegen und beide würden invertiert sein, d. h. die aus denselben zentralwärts führenden fortschreitenden Bahnen müßten aus der äußeren Oberfläche des Mittelhirndaches austreten und nicht aus der inneren, wie sie es tatsächlich tun."

„Unsere Regel von der Korrelation der Nervenkreuzungen mit der Inversion der Ganglien führt uns zu dem Schlusse, daß die Sehnerven der Wirbeltiere sich deshalb untereinander kreuzen, weil die Netzhaut nach dem invertierten Typus gebaut ist."

„Eine analoge Betrachtung," sagt Rádl weiter, „läßt sich auch auf die übrigen bilateralen Nervenkreuzungen anwenden, auch diese könnte man durch Umkehr der Ganglien, welchen die gekreuzten Nervenfasern entstammen, oder in welche sie führen, in parallel verlaufende Nervenbündel überführen."

Rádl verwahrt sich immer dagegen, daß er eigentlich nicht drehen will. „Unsere Theorie, sagt er, ist nicht so zu verstehen, daß das ursprünglich rechte Auge der Wirbeltiere auf der linken Kopfseite zu suchen wäre, sie behauptet gar nichts über wirklich stattfindende Verschiebungen und Drehungen, sie hat vielmehr nur die Pläne im Sinne, nach welchen die Augen gebaut sind.“ Obwohl er dies sagt, dreht er in Gedanken doch fortdauernd, denn nur durch solche in Gedanken ausgeführte Drehungen kann er seine Hypothese erklären. Seine Worte: „werden dagegen zwei symmetrisch zur Mittellinie des Körpers liegende analoge Ganglien um eine auf der Mittellinie senkrecht stehende Achse um 180° gedreht, so entsteht ein bilaterales Chiasma,“ oder: „bei anderen Insektentypen (z. B. bei den Fliegen) spaltet sich ein Teil des dritten Ganglions ab und dreht sich in der Horizontalebene um 180°,“ oder „mit der Drehung des Ganglions muß eine Veränderung in der Verlaufsweise der Leitungsbahnen desselben verknüpft sein“ usw., können gar nicht anders gedeutet werden.

Will Rádl das nicht, so stellt er nur eine Korrelation fest und weicht der Frage nach der Ursache der Kreuzungen aus.

Ob die Inversionsverhältnisse an den Sehganglien der Wirbellosen so beschaffen sind, wie Rádl sie darstellt, entzieht sich meiner Kontrolle. Seine Darlegungen bezüglich der Inversionsstellungen der Ganglien im Zentralnervensystem sind ganz schematisch und willkürlich. Aber auch seine Drehungsversuche ergeben absolut nicht das Resultat, das sie nach Ansicht des Autors haben sollen. Zum Belege wähle ich das von ihm selbst gewählte Beispiel von den Männern, die gleichgerichtet hintereinander stehen, wobei immer ein Hintermann seine Arme, sei es parallel, sei es gekreuzt, auf die Schultern seines Vordermannes gelegt hat, und nun der eine oder andere eine Drehung um 180° macht. Man braucht das Experiment nur nachzumachen, um zu erkennen, daß der von Rádl vorausgesetzte Effekt nicht eintritt. Zwar in der Weise, wie Rádl das Experiment auszuführen angibt, ist es aus physischen Gründen nicht ausführbar, aber man kann ja die Männer durch eine Anzahl gleichgerichteter Stühle und die Arme durch Schnüre ersetzen, welche diese Stühle miteinander verbinden. Wird jetzt ein Stuhl um 180° horizontal gedreht, ohne daß eine Drehung in einer zweiten Ebene erfolgt, und war er durch parallel gerichtete Schnüre mit seinem Vorderstuhl verbunden, so tritt gar keine Überkreuzung ein, und umgekehrt erfolgt keine Entkreuzung, wenn ein Stuhl gedreht wird, der mit seinem Nachbar durch kreuzende Schnüre verbunden war. Solche Kreuzung bzw. Entkreuzung tritt aber ein, wenn in dem von Rádl

gewählten Beispiel sich ein Hintermann oder ein Vordermann so um 180° dreht, daß er auf den Kopf zu stehen kommt. Dann erfolgt aber keine Inversion, denn was vorher nach vorne gerichtet war, das bleibt auch bei dieser Drehung so gerichtet. Wie hier bei unilateraler Drehung eines Ganglions der Effekt nicht eintritt, so ist es auch nicht der Fall, wenn man die bilaterale Drehung so gestaltet, wie Rádl sie auszuführen angibt. Eine Überkreuzung resp. Entkreuzung in der Medianlinie tritt nur dann ein, wenn man den linken Bulbus über die Mittellinie nach rechts und umgekehrt den rechten nach links verlagert, oder wenn man mit den beiderseitigen zentralen optischen Ganglien eine ähnliche Verlagerung vornimmt. Bei diesen Verlagerungen braucht aber keine Spur von Inversion einzutreten.

Ebenso anfechtbar ist Rádls Erklärung für die partielle Kreuzung der Sehfasern bei den Säugetieren. Er sagt: „entspricht das Pulvinar nicht einem um 180° gedrehten Teil des Mittelhirndaches? — Mit der Drehung des Ganglions muß eine Veränderung in der Verlaufsweise der Leitungsbahnen verknüpft sein — nun ist es auffallend, daß Hand in Hand mit der Entwicklung des Pulvinars der Säugetiere die Entwicklung eines ungekreuzten Sehnervenbündels geht. Ebenso wie wir uns die Entstehung der Sehnervenkreuzung durch Drehung der beiden Netzhäute erklären konnten, könnten wir uns die partielle Aufhebung der Sehnervenkreuzung durch eine im entgegengesetzten Sinne statthabende Drehung der Mittelhirnteile erklären.“ Dabei kommt Rádl aber doch auf eine Tatsache, die durch seinen Drehungsversuch nicht erklärbar ist, denn er fügt hinzu: „Dabei wäre anzunehmen, daß die ungekreuzten Nervenfasern im Pulvinar endigen, was wohl den bestehenden Lehren zu widersprechen scheint, denn nach diesen endigen gekreuzte wie ungekreuzte Sehnervenfasern in allen Teilen des dritten Ganglions. Diesen Widerspruch müssen wir unaufgelöst lassen.“

Rádls Versuch hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Spitzerschen. Beide greifen auf Verlagerungen zurück, die im Laufe der Entwicklung vielleicht stattgefunden haben. Da aber auf dieser Grundlage die Kreuzungen der Nervenbahnen sich nicht restlos erklären lassen, so machen sie künstliche Drehungsversuche, wobei sie natürlich ganz willkürlich bald so, bald anders drehen, damit sie ihren Zweck erreichen.

Überblicke ich noch einmal die bisher aufgestellten Theorien über die Ursachen der Faserkreuzungen im Zentralnervensystem, so gehen die meisten Autoren bei ihren Lösungsversuchen von einer lokalen, teils wirklich vorhandenen, teils willkürlich vorausgesetzten

Faserkreuzungsstelle aus und sind der Ansicht, daß diese lokale zuerst aufgetretene Kreuzung die anderen veranlaßt hat, oder daß die Ursache, welche an dieser einen Stelle eingewirkt hat, um hier die Kreuzung hervorzurufen, auch in gleicher oder ähnlicher Weise auf andere Stellen gewirkt und den gleichen Effekt erzielt hat. Aber sind schon die Lösungsversuche für die Kreuzung an der primären lokalen Stelle, von der die Autoren ausgehen, von sehr zweifelhaftem Wert, so lassen sich gegen die Verallgemeinerungsversuche so viel stichhaltige Einwendungen erheben, daß man die bisherigen Lösungsversuche entweder als gänzlich gescheitert, oder wenigstens als wenig befriedigend bewerten muß. Wenn es nicht gelingt, eine allgemeine Grundlage für das Zustandekommen der Kreuzungen zu finden und auf diese die einzelnen lokalen zurückzuführen, so besteht meiner Ansicht nach wenig Hoffnung, für das schwierige Problem eine befriedigende Lösung zu finden. Obwohl Rádl versucht hat, eine solche allgemeine Grundlage zu ermitteln, so ist auch sein Versuch, wie ich glaube, nicht geglückt. Auch er leitet einseitig von Verhältnissen, die er an den Augenzentren der Wirbellosen gefunden haben will, alles weitere ab.

Eigene Untersuchungen.

Wenn Spitzer das Problem auch nicht gelöst hat, da er ein zu künstliches Gebäude aufgerichtet hat, so muß man doch anerkennen, daß er tiefer als seine Vorgänger einzudringen sich bemüht hat. Er hat sehr gründlich die phyletische Entwicklung der Vertebraten verfolgt, da er sich richtig gesagt hat, daß nur die schrittweise Verfolgung dieses Entwicklungsvorganges das Rätsel vielleicht lösen oder wenigstens mit hoher Wahrscheinlichkeit offenbaren könne, was man als Ursache des uns beschäftigenden Phänomens ansehen müsse. Leider hat er zu früh halt gemacht. Und das ist sehr merkwürdig. Er hat sich redliche Mühe gegeben, den Wirbeltierkörper aus dem der Wirbellosen abzuleiten. Ob ihm das gelungen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Es gehört wohl mehr als eine Lebensarbeit eingehendsten Studiums und Beobachtens der niederen Tierwelt und ihrer Entwicklung dazu, um den Versuch zu wagen, den mit so zahllosen Lücken versehenen Bau wieder so zu rekonstruieren, wie er sich vielleicht im Werdegang des tierischen Lebens ausgestaltet hat. Aber Spitzer, der diesen Aufbau nur als Mittel zum Zweck, d. h. zur Lösung des uns angehenden Problems benutzt, ist auf halbem Wege stehen geblieben, da er den feineren Bau des Zentralnervensystems der Wirbellosen bei seinem Versuch zur Lösung des Problems gar nicht in Rücksicht gezogen hat. Er sowohl wie Cajal haben

sich den Weg, der vielleicht zum Ziele führt, von vornherein versperrt, indem sie in der allgemeinen Annahme, daß bei den Wirbellosen kreuzende Fasern nicht vorkommen, ihre Untersuchungen ganz wesentlich auf die Wirbeltiere konzentrierten. Rádl berücksichtigt zwar die Wirbellosen in eingehender Weise, aber er packt die Sache an der kompliziertesten Stelle an und gerät dabei auf Abwege.

Ich sagte mir folgendes: Wenn sich nachweisen oder wenigstens wahrscheinlich machen läßt, daß das Zentralnervensystem der Wirbeltiere sich aus dem der Wirbellosen herausgebildet hat, oder daß es sich in ähnlicher Weise aus einfachsten Bildungen aufgebaut hat, wenn sich ferner nachweisen läßt, daß die Leitungsbahnen im Zentralnervensystem auch schon bei den Wirbellosen sich in erheblichem Maße kreuzen, so muß der Grund dieser Kreuzungen in der Organisation und Funktion des tierischen Körpers und des Nervensystems, wie sie sich von Anfang an entfaltet haben, liegen. Und dieser Grund muß sich finden lassen, wenn man das Nervensystem ganz niederer Tiere bis zu demjenigen Stadium der phylogenetischen Entwicklung verfolgt, wo sich an höher organisierten Tieren die ersten Kreuzungserscheinungen aufzeigen, und von wo aus diese Kreuzungen bei immer vorwärts schreitender Organisation einen immer höheren Grad erreichen. Demnach war der Gang der Untersuchungen gegeben.

1. Hat sich das Zentralnervensystem der Wirbeltiere aus demjenigen der Wirbellosen herausgebildet?

Die einfachste Form des Nervensystems ist bisher bei den Zölenteraten, d. h. denjenigen Tieren, die auf dem Gastrulastadium verharren, beobachtet worden. Hier treten zuerst Sinneszellen und Muskelgewebe in Erscheinung. Während aber bei den Spongien noch direkte Irritabilität und Kontraktilität der Zellen die Lebensbetätigungen bewirken, also kein Nervensystem die Übertragung übernimmt, finden sich Nervenzellen, Nervenfasern, Sinneszellen und Muskelfasern, als der zusammengehörige Komplex zuerst bei den Knidariern (Nesseltieren) und Anthozoen (Aktinien und Korallentiere). Das Nervensystem findet sich hier wesentlich diffus im Körper zerstreut (Fig. 11), es zeigt allerdings auch schon leichte Konzentrationen, wie z. B. im Nervenring der Medusen. „Die ganze Einrichtung steht, wie Gegenbaur richtig bemerkt, noch nicht auf der Stufe eines gesonderten Organs, sie stellt nur ein Gewebe vor und zugleich eine Schicht der Körperwand.“ Die nähere

Beschreibung des feineren Baues erfolgt weiter unten bei Betrachtung der mikroskopischen Verhältnisse.

Diese auf der niedersten Stufe des metazoischen Tierreiches an vereinzelter Stelle bemerkbare winzige Konzentration nimmt nun bei etwas höherer Organisation, d. h. bei den untersten Vertretern der

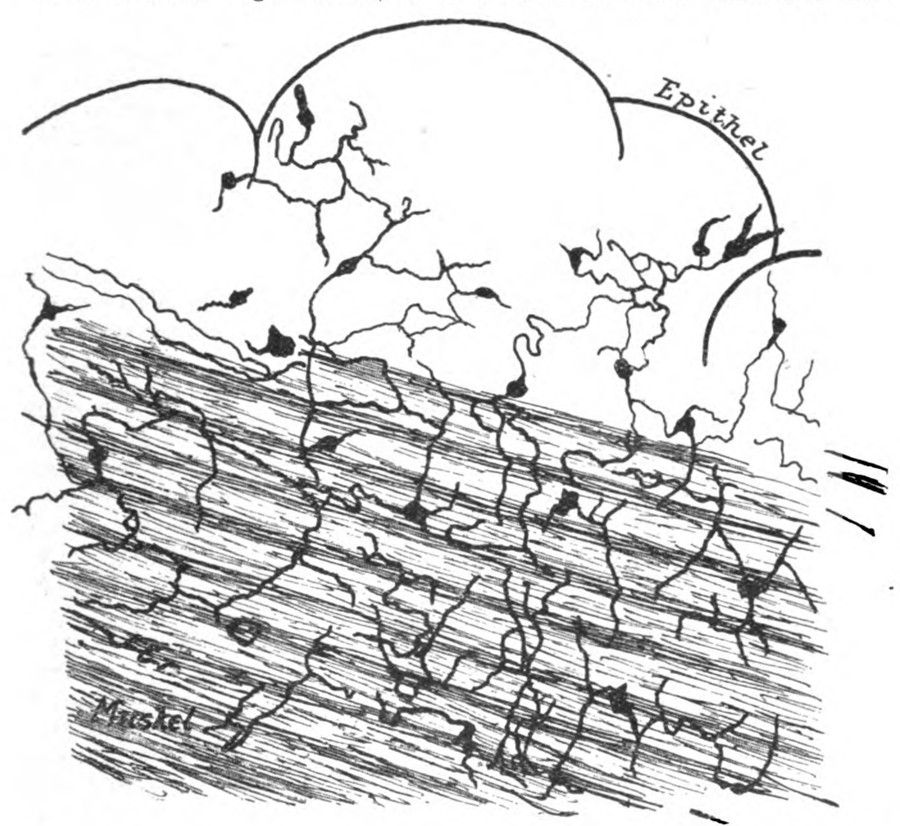
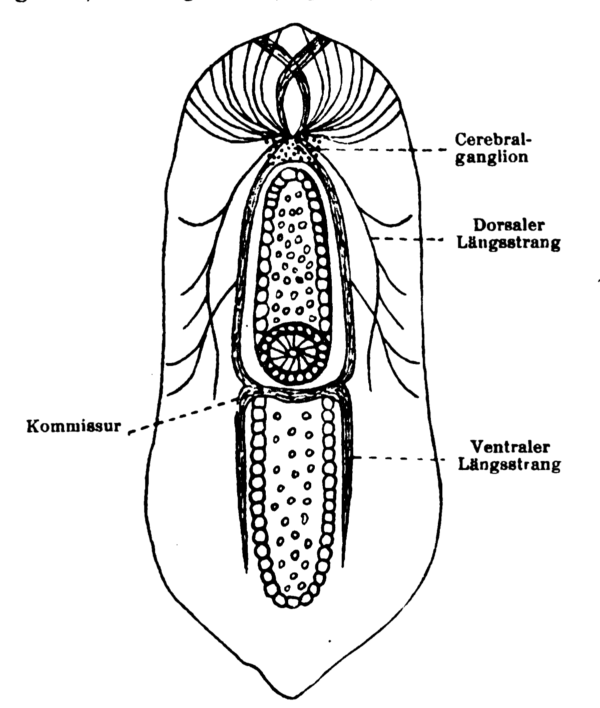


Fig. 11. Tentakel von Heliactis bellis (Actinie). Flächenschnitt. Der Schnitt zeigt die Nervenschicht mit den darunter liegenden Muskelfasern, zum Teil auch das Epithel (nur in seinen Konturen angedeutet) mit Sinneszellen von der Fläche. Osmiumpräparat nach M. Wolff.

Cölomata (also bei denjenigen Wirbellosen, bei denen sich außer dem Ektoderm und Entoderm nun auch ein Mesoderm mit seinen Höhlen auszubilden beginnt) stärkere Formen an. Und zwar zeigt sich diese Konzentration in zweierlei Art, einmal in einer stärkeren Ansammlung von Nervenzellen und Nervenfasern an bestimmter Stelle und zweitens in einer Zusammenballung von Nervenfasern zu stärkeren Nervensträngen. Mitunter zeigt sich beides gemischt. Diese Verhältnisse findet man z. B. bei den Scoliziden (den niederen Würmern).

So beschreibt z. B. H. Sabussow das Nervensystem der Tricladiden, die zu den Turbellarien (Strudelwürmer) gehören, folgendermaßen: Das Nervensystem von allen untersuchten Formen besteht 1. aus einem Gehirn,*) 2. zwei ventralen Längsstämmen, die vom Gehirn zum Hinterende hinziehen und 3. einem Nervenplexus, welcher sich in innigem Zusammenhange mit dem Hautmuskelschlauch befindet und auf der Bauchseite besonders stark entwickelt ist. Die ventralen Längsstämme sind miteinander durch zahlreiche Kommissuren verbunden. Diese liegen unregelmäßig und sind mittels dünner Anastomosen vereinigt. Zu den Körperrändern gehen von den ventralen Längsstämmen Seitennerven ab, welche nicht immer den Kommissuren entsprechen; sie stehen mit dem Hautnervenplexus in einem innigen Zusammenhang, ohne einen Randnerv zu bilden. Hinter den peripherischen Teilen des Geschlechtsapparates im Gebiete der Enden der hinteren Darmäste gehen die Längsstämme ineinander über, indem sie einen breiten Bogen darstellen. (Über den feineren Bau s. weiter unten.)

Die Beschreibung, welche Breslau und von Voß von Mesostoma ehrenbergi (gleichfalls einem Strudelwurm) geben, ist folgende (Fig. 12):



Fg. 12. Nervensystem von Mesostoma ehrenbergi (schematisch) Nach Breslau und v. Voss.

Das Nervensystem besteht aus einem meist in zwei Seitenlappen geteilten Zerebralganglion, das in der Nähe des vorderen Körperendes gelagert erscheint. Dasselbe entsendet nach vorn zahlreiche Nerven, nach hinten sechs Längsnervenstämme. zwei stärkere ventrale, ferner zwei schwächere dorsale und laterale. Zwischen den Nervenstämmen treten meist Querkommissuren auf, sowie auch ein reicher peripherer Nervenplexus zur Ausbildung kommt. Gehirn, Längsstämme und Nervenplexus enthalten Nervenzellen.

*) Das vorderste Ganglion, welches gewöhnlich dorsal vom Ösophagus liegt, hat die Bezeichnungen: Gehirn oder Zerebralganglion oder Supraösophagealganglion.

Bei den Nematoden (Fadenwürmer), z. B. bei Ascaris megalocephala (Spulwurm), ist das Nervensystem nach Beschreibungen von Daneika und Claus-Grobben folgendermaßen gebaut (Fig. 13):

Es besteht aus einem in der Umgebung des Ösophagus liegenden Schlundring, der aus Nervenzellen und Nervenfasern zusammengesetzt ist. Von diesem Schlundring erstrecken sich in der Richtung zum Schwanz einige Nervenstämme, von denen der dorsale und der ventrale die konstantesten sind. In diesen Nervenstämmen sind auch Nervenzellen vorhanden. Der dorsale und der ventrale Stamm sind auf ihrem gesamten Verlaufe durch unpaare Verbindungen miteinander vereinigt. Von dem Schlundring ziehen auch in der Richtung nach oben zu den Lippen (Saugnäpfen) einige Nervenstämmchen, welche den vorderen Körperabschnitt und hauptsächlich die Lippen innervieren. Vor der Kloake liegt im Bauchnerv ein Analganglion, von welchem beim Männchen ein die Kloake umgebender Nervenring ausgeht. Alle Längsnerven stehen am hinteren Ende mit einander in Verbindung.

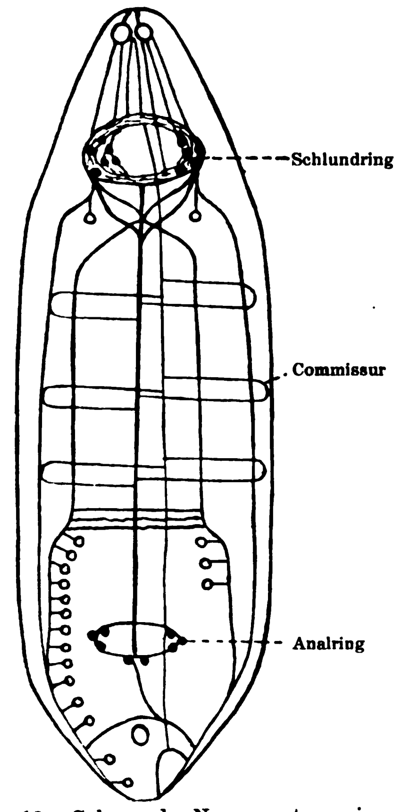


Fig. 13. Schema des Nervensystems einer männlichen Ascaris megalocephala (nach Brandes) aus Claus-Grobben.

Vom Nervensystem der Nemertini (Schnurwürmer) ist bei Claus-Grobben gesagt:

Das Zerebralganglion erlangt eine bedeutende Entwicklung; seine beiden Hälften lassen eine dorsale und ventrale Ganglienmasse unterscheiden und sind durch eine Querkommissur über dem Schlunde, zu der noch eine dorsale, den Rüssel umgreifende Kommissur hinzukommt, verbunden. Die zwei ventralen Ganglien setzen sich in die seitlichen Nervenstämme fort, welche sich in der Nähe des Afters vereinigen. Seltener verlaufen die Seitenstämme an der Bauchseite einander genähert. Die Nervenstämme enthalten eine zentrale Fasersubstanz und einen Belag von Nervenzellen. Gehirn und Seitenstämme liegen entweder außerhalb, oder inmitten oder innerhalb des Hautmuskelschlauches. Vom Gehirn entspringen die Nerven für die am vorderen Körperende gelegenen Sinnesorgane, sowie die Schlund- und Rüsselnerven, ferner ein unpaarer, durch den ganzen Rumpf sich erstreckender Rückennerv. Die Seitennerven, welche die Nerven des Rumpfes abgeben, stehen mit dem Rücken-

nerv und untereinander durch regelmäßig angeordnete Kommissuren oder einen tiefen Nervenplexus in Verbindung.

Wesentlich weiter als bisher schreitet die Konzentration des Nervensystems bei den Anneliden (Gliederwürmer) vorwärts. Es nimmt hier diejenige Form an, welche es nunmehr durch die ganze weitere Reihe der Wirbellosen innehält. Da die Anneliden aus einer Kette von meist homonom metamerischen Gliedern bestehen, von denen jedes Glied eine gewisse Selbständigkeit hat, so sammelt sich diese Selbständigkeit für jedes Glied in der Konzentration von bisher im Bauchstrang zerstreuten Ganglienzellen zu Ganglienknoten, von denen jedes Metamer ein Paar enthält. Das Zentralnervensystem besteht demnach aus der Zentralstation für den gesamten Körper, dem Zerebralganglion, und aus den Zentralstationen für die einzelnen Metameren, der strickleiterartigen Ganglienkette, die sich ventral vom Darmschlauch durch den ganzen Körper hinzieht. So ist es wenigstens zuerst bei den Archianneliden, welche den homonom-metamerischen Bau am reinsten zeigen. Diese Ganglienkette kommt auch schon frühzeitig als embryonale Anlage zur Erscheinung, zu einer Zeit, wo das Tier erst wesentlich den vorderen Körperteil ausgebildet hat.

Indessen die Gleichmäßigkeit der Ganglienknoten ist nur vorhanden, wo eine homonome Metamerie besteht; verändert sich diese durch Konzentration mehrerer Glieder zu einem gemeinsamen Körperabschnitt, so spiegeln die den Gliedern entsprechenden Ganglienknoten das Bild wider, indem zwei oder mehrere zu einem verschmelzen (Fig. 14). Diesen Verschmelzungsvorgang beobachtet man zunächst am vordersten und hintersten Leibesabschnitt.

Nach Grobben besteht das Nervensystem von Hirudo (Blutegel) aus einem Zerebralganglion, sowie einer ventralen Ganglienkette, an welcher das vorderste und letzte große Ganglion aus der Verschmelzung mehrerer Ganglien hervorgegangen sind. Ein unpaarer mittlerer Längsstrang, welcher zwischen den beiden Hälften des Bauchstranges von Ganglion zu Ganglion zieht, entspricht höchstwahrscheinlich dem unpaaren, zwischen zwei Ganglien verlaufenden Nervenstamme, welchen Newport bei den Insekten entdeckte. Daneben kennt man ein von Brandt entdecktes Eingeweidenervensystem, welches aus einem über und neben der Ganglienkette verlaufenden Magendarmnerven besteht, der vom Gehirn entspringt und mit seinen Ästen die Blindsäcke des Magendarms versorgt. (Näheres über dieses System findet man in der Arbeit von Ascoli.) Drei Ganglienknötchen, welche bei dem gemeinen Blutegel vor dem Gehirn liegen und ihre Nervenplexus an Kiefermuskeln und Schlund senden, werden von Leydig als Anschwellungen von Hirnnerven aufgefaßt und stehen vielleicht der Schlundbewegung vor.

In der aufsteigenden Reihe der Wirbellosen, bei den Arthropoden (Gliederfüßer), Echinodermen (Stachelhäuter), Ente-

ropneusten (Schlundatmer) und Chaetognathen (Borstenkiefer) schreitet die Konzentration und Verschmelzung der Ganglienmassen weiter vorwärts. Aber die Art und der Grad der Konzentration ist bei den einzelnen Gattungen außerordentlich verschieden, so daß man den wechselvollsten Verhältnissen begegnet. Neben einfachen Formen, wie sie dem Annelidentypus, ja evtl. noch einem niedrigeren Typus entsprechen, trifft man Formen, bei welchen fast das ganze Zentralnervensystem eine einheitliche, kontinuierlich zusammenhängende Masse darstellt. Die nachfolgenden kurzen Beschreibungen und Figuren illustrieren das besser als lange Einzelbeschreibungen, die man in speziellen Arbeiten findet.

Vom Nervensystem der Arthropoden heißt es da im Lehrbuch von Claus-Grobben:

Das Zentralnervensystem besteht aus Gehirn, Schlundkommissur und Bauchmark, welches letztere meist in Form einer Ganglienkette unter dem Darme verläuft. Die Gliederung der Ganglienkette entspricht der heteronomen Segmentierung des Körpers, indem in den größeren, durch Verschmelzung von Segmenten entstandenen Abschnitten auch eine Annäherung oder Verschmelzung der entsprechenden Ganglien erfolgt.

Ein anschauliches Bild davon bietet z. B. das Zentralnervensystem von Astacus fluviatilis (Flußkrebs), wie es in vorzüglicher Weise von Keim dargestellt ist (Fig. 14).

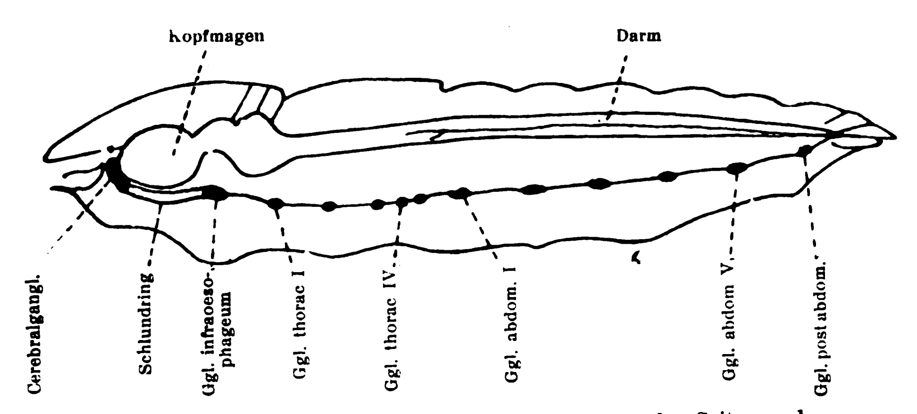


Fig. 14. Ganglionkette von Astacus fluviatilis von der Seite gesehen. Nach W. Keim.

Die Cirripedien (Rankenfüßer) besitzen ein paariges Gehirnganglion und eine meist aus sechs Ganglienpaaren gebildete, zuweilen aber auch zu einer gemeinsamen Ganglienmasse verschmolzene Bauchganglienkette.

Das Nervensystem der Schalenkrebse zeichnet sich durch die Größe des weit nach vorne gerückten Gehirns aus, von welchem die Augen- und Antennennerven entspringen. Das durch sehr lange Kommissuren mit dem oberen Schlundganglion (Gehirn) verbundene Bauchmark zeigt eine sehr

verschiedene Konzentration, welche bei den kurzschwänzigen Dekapoden ihre höchste Stufe erreicht, indem alle Ganglien zu einem großen Brustknoten verschmolzen sind. Ebenso ist das System der Eingeweidenerven sehr hoch entwickelt.

Am Nervensystem der Gigantostraca (Riesenkrebse) unterscheidet man einen breiten Schlundring, dessen vordere Partie als Gehirn die Augennerven entsendet, während aus den seitlichen Teilen des ersteren die sechs Nervenpaare der Cheliceren und Beine entspringen, ferner eine untere Schlundganglienmasse mit drei Querkommissuren und einem ganglösen Doppelstrang, welcher Äste an die Bauchfüße abgibt und mit einem Doppelganglion am Abdomen endet.

Das Nervensystem der Skorpione (B. Haller) besteht aus einem zweilappigen Gehirn, einer großen ovalen Brustganglienmasse und sieben bis acht kleineren Ganglienanschwellungen des Abdomens, von welchen die vier letzten dem Postabdomen zugehören.

Am Nervensystem der Spinnen unterscheidet man außer dem die Augennerven abgebenden Gehirn eine gemeinsame gewöhnlich sternförmige Brustganglienmasse (Fig. 18). Auch wurden Eingeweidenerven am Nahrungskanal nachgewiesen.

Viel einfacher erscheint wiederum das Nervensystem der wurmförmigen Arthropoden, z. B. der Peripatiden. Sie bilden eine die Anneliden und Arthropoden verbindende Gruppe, daher ihr Nervensystem dem der Anneliden sehr nahekommt. Das Gehirnganglion entsendet zwei mit Ganglienzellen belegte Nervenstränge, welche bis zum Hinterleibsende weit voneinander getrennt verlaufen. Ebenso zeigen die Chilopoden ein Nervensystem, welches aus dem Gehirn und einer dem Körperbau entsprechenden homonom gegliederten Bauchganglienkette besteht, die sich durch den ganzen Rumpf erstreckt.

Das Nervensystem der Insekten zeigt im allgemeinen eine hohe Entwicklung (besonders des Gehirns), aber eine recht wechselvolle Gestaltung. Es finden sich alle Übergänge von einer langgestreckten, etwa zwölf Ganglienpaare enthaltenden Bauchkette bis zu einem einheitlichen Brustknoten. Das im Kopfe gelegene Gehirn (obere Schlundganglion) erlangt einen bedeutenden Umfang und bildet mehrere Gruppen von Anschwellungen, die sich vornehmlich stark bei den psychisch am höchsten stehenden Hymenopteren ausprägen. Dasselbe entsendet die Sinnesnerven, wie es auch als Sitz des Willens und der psychischen Tätigkeiten erscheint. Das untere Schlundganglion versorgt die Mundteile mit Nerven und entspricht den verschmolzenen Ganglien der drei Kiefersegmente. Die Bauchkette bewahrt die ursprüngliche gleichmäßige Gliederung bei den meisten Larven und ist am wenigsten verändert bei den Insekten mit freiem Prothorax und langgestrecktem Hinterleibe. Hier bleiben nicht nur die drei größeren Thorakalganglien, welche die Beine und Flügel mit Nerven versehen und oft noch durch die vorderen Abdominalganglien verstärkt werden, sondern auch noch eine größere Zahl von Abdominalganglien gesondert. (Fig. 16.) Von diesen Abdominalganglien zeichnet sich stets das letzte, welches aus der Verschmelzung mehrerer Ganglien entstanden ist und zahlreiche Nerven an den Ausführungsgang des Geschlechtsapparates und an den Mastdarm entsendet, durch eine bedeutende Größe aus. Die allmählich fortschreitende, auch während der Entwicklung der Larve und Puppe zu verfolgende Konzentrierung der Bauchkette ergibt sich sowohl aus der Zu-

sammenziehung der Abdominalganglien, als aus der Verschmelzung der Brustganglien, von denen zuerst die des Meso- und Metathorax zu einem hinteren größeren Brustknoten und dann auch mit dem Ganglion des Prothorax zu einer gemeinsamen Brustganglienmasse zusammentreten. Vereinigt sich endlich mit dieser auch noch die verschmolzene Masse der Hinterleibsganglien, so ist die höchste Stufe der Konzentration, wie sie sich bei Dipteren und Hemipteren findet, erreicht.

Das Nervensystem der Mollusken (Weichtiere) besteht aus einem dorsal vom Darm gelegenen Zerebralganglion (bzw. einem mit kontinuierlichem Ganglienbelag versehenen Zerebralstrang) mit den Nerven für den Kopf und besonderen Ganglien (Buccalganglien) für den Vorderdarm. Mit demselben stehen im Zusammenhang zwei ventrale durch Querkommissuren verbundene Pedalstränge oder Pedalganglien mit den Nerven für den Fuß. Dazu kommen bei den Amphineuren zwei laterale Visceropallialstränge (Pleuralstränge), welche mit den Pedalsträngen durch Kommissuren verbunden sind und dorsal über den Enddarm miteinander zusammenhängen. Sie liefern die Nerven für den Mantel und die meisten Eingeweide. (Fig. 15.)

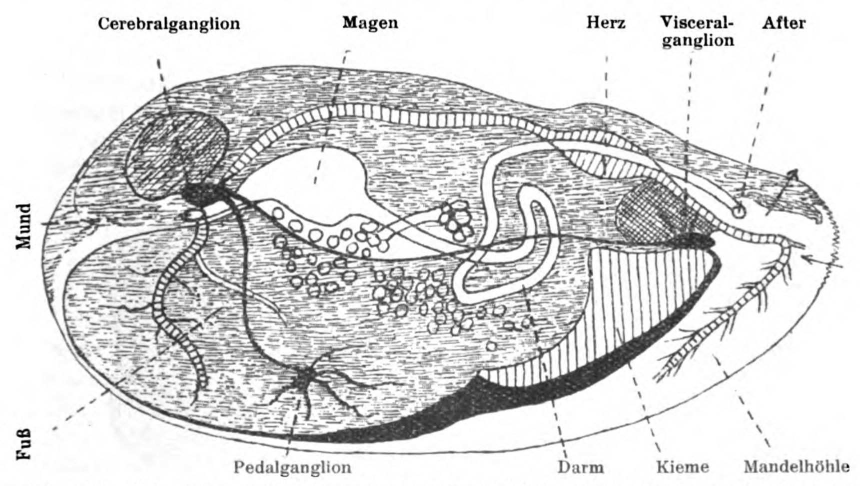


Fig. 15. Anatomie von Unio margaretifera (Flussperlmuschel) nach Leukart und Nitsche aus Lang-Mollusca.
← ↑ Ein- und Austritt des Atemwassers.

Das Nervensystem der Conchiferen (Schnecken [Fig. 17]) besteht aus einem Paar von Zerebralganglien, Pleuralganglien, sowie Pedalganglien, welche durch Kommissuren miteinander verbunden sind. Statt der Pedalganglien treten bei den Aspidobranchien und einigen Ctenobranchien durch mehrfache Kommissuren untereinander verbundene Pedalstränge auf. Von den Pleuralganglien geht die Visceralschlinge ab, welche jederseits ein sog. Parietalganglion, sowie ein drittes hinteres Abdominal- oder Visceralganglion aufweist. Die Visceralschlinge ist bei zahlreichen Gastropoden infolge der Drehung des Pallialkomplexes achterförmig gedreht, indem der rechte Teil der Visceralschlinge mit dem rechten Parietalganglion (dann Supraintestinalganglion genannt) nach links dorsal über den Darm, der linke Teil mit seinem Parietalganglion (Subintestinalganglion) nach rechts unterhalb des Darmes

verzogen erscheint, Chiastoneurie (Fig. 10). Die Zerebralganglien versorgen den Kopf; mit denselben hängen auch durch eine besondere Kommissur die Buccalganglien zusammen, deren Nerven zum Schlund und Darm

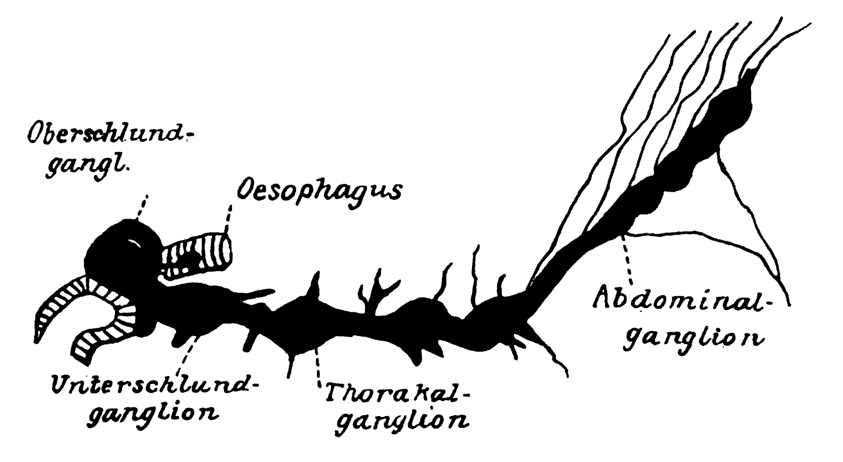


Fig. 16. Ganglienkette von Dytiscus marginalis (Schwimmkäfer).
Nach G. Holste.

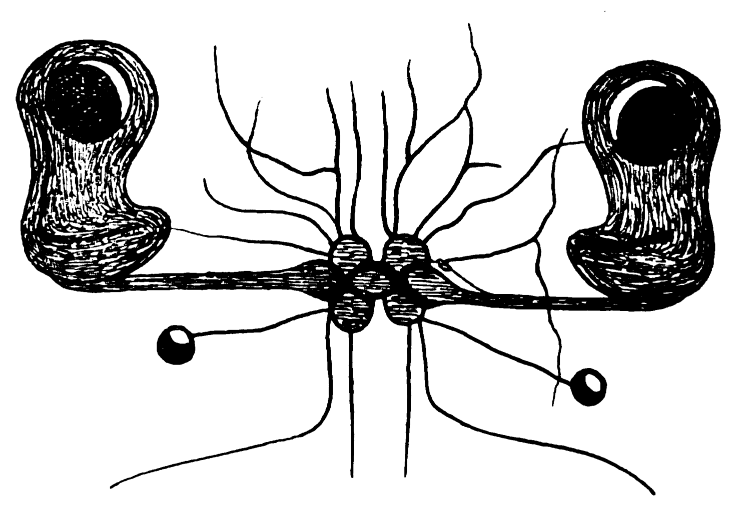


Fig. 17. Cerebralganglion mit Optikus und Augen von **Pterotrachea coronata** (Gastropoden) **von unten**. Nach L. Brüel.

treten. Die Pedalganglien innervieren den Fuß, die Pleuralnerven entsenden die Mantelnerven. Die Parietalganglien versorgen die Kieme, die Geruchsorgane, aber auch einen Teil des Mantels, während das Abdominalganglion die übrigen Eingeweidenerven entsendet.

Das Nervensystem der Cephalopoden (Kopffüßer) zeichnet sich durch große Konzentration aus. Es besteht mit Ausnahme von

Nautilus aus dicht um den Schlund zusammengedrängten und in dem Kopfknorpel vollständig eingeschlossenen Zerebral-, Pedal- und

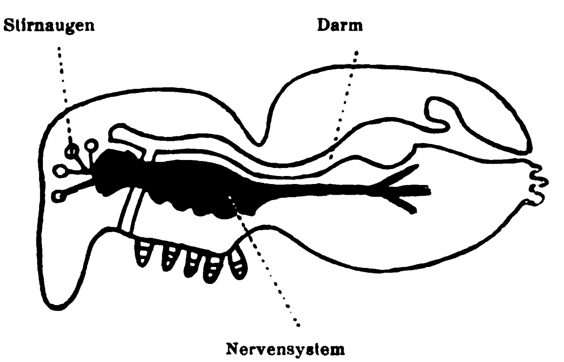


Fig. 18. Zentralnervensystem einer Spinne.
Nach O. Steche.

Visceralganglien. Mit dem Zerebralganglion hängt ein kleines vor demselben über dem Schlund gelegenes Ganglion zusammen, von welchem die Buccalkommissur mit ihren Ganglien sowie eine Kommissur zum Brachialganglion ausgeht. Vom Pedalganglion entspringt das große Brachialganglion mit den Nerven für die Arme. Die äußerlich nicht abgesetzten Pleuralganglien (Pleuralzentren) entsenden die Mantelnerven, in deren Verlauf das Ganglion stellatum auftritt, sowie die Visceralnerven mit eingelagerten besonderen Kiemenganglien.

Das Nervensystem der Bryozoen (Moostierchen) besteht nach Gerwerzhagen, welcher das Nervensystem von Cristatella mucedo Cuv. untersucht hat, aus einem supraösophagealen Ganglion, den durch Ausstülpungen desselben entstandenen Ganglienhörnern, einer Reihe von Nervenstämmen und typischen Ganglienneetzen (Fig. 19). Das supraösophageale Ganglion entsteht embryonal durch Invagination und liegt beim erwachsenen Tier als querovale Blase dicht analwärts vom Ursprung des Epistoms der Dorsalwand des Ösophagus an. Der Hohlraum der Blase ist zum Teil reduziert infolge der mächtigen Entwicklung der dorsalen und basalen Wand, wo ein ringförmiger Wulst nach innen vorspringt. Der dem Ösophagus anliegende Teil der Ganglienwand ist sehr dünn. Auf der Analseite sitzen dem Ganglion apikalwärts zwei mächtige Arme auf, die Ganglienhörner. Sie entstehen embryonal als Auswüchse des Ganglions und lassen im Innern einen Kanal erkennen, der mit der Hirnhöhle kommuniziert. Demnach sind sie morphologisch zum Zentralnervensystem zu rechnen. Sie ziehen sich bis zum Ende des hufeisenförmigen Lophophors hin und geben zahlreiche Äste zu den Tentakeln ab.

Das Zentralnervensystem der Echinodermen (Stachelhäuter) besteht aus einem den Mund oder Schlund umgebenden, aus Ganglienzellen und Nervenfasern bestehenden Nervenring und von diesem in die Radien ausstrahlenden Hauptstämmen, welche bei den Crinoideen (Haarsternen) und Asteroiden (Seesternen) epithelial in der Ambulakralrinne verlaufen, bei den übrigen Echinodermen in die Cutis oder unter das Hautskelett gerückt sind und die Haut sowie ihre Anhänge innervieren. Dazu kommen tiefer liegende, an der

oralen Seite des Körpers verlaufende Nervenstämme, sowie ein besonders stark bei Crinoideen ausgebildetes apikales System von Nerven, das nur bei den Holothurien vermißt wird.

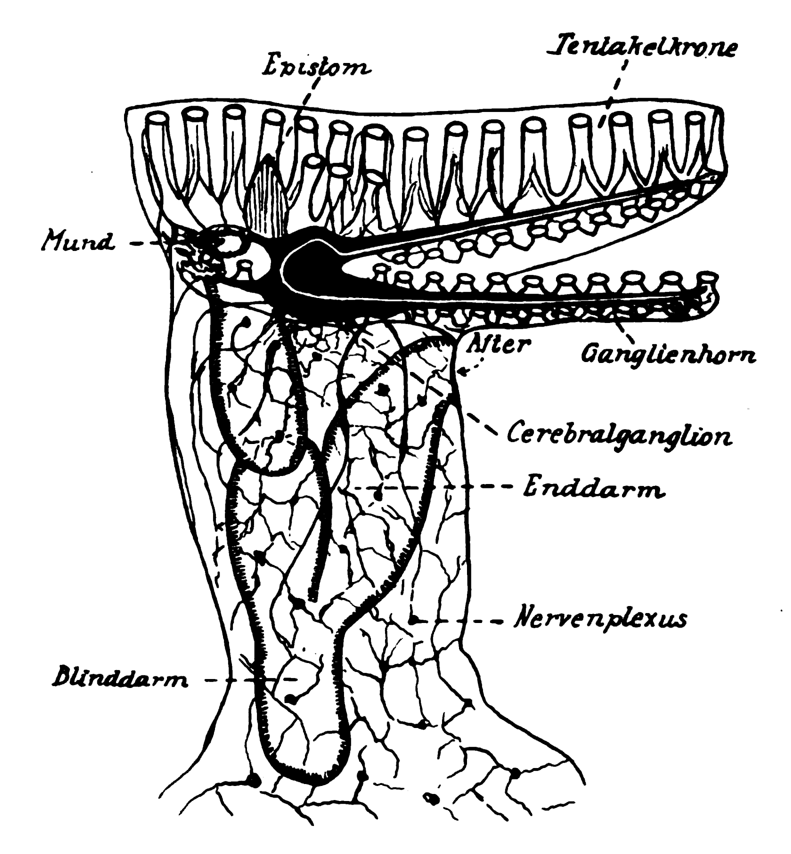


Fig. 19. **Das Nervensystem von** Cristatella mucedo Cuv. **(Moostierchen).**
Nach Gerwerzhagen.

Das Nervensystem der Chaetognathen (Borstenkiefer) besteht aus einem im Kopfe gelegenen Zerebralganglion, das durch eine Kommissur mit einem großen im Rumpfabschnitt gelegenen Ventralganglion in Verbindung steht. Dazu kommen noch zwei neben dem Munde gelegene Ganglien, welche durch eine Schlundkommissur untereinander und mit dem Kopfganglion verbunden sind. Während vom Zerebralganglion der Kopf innerviert wird, gehen vom Ventralganglion die Nerven für Rumpf und Schwanz ab und enden in einem Nervenplexus. Fast alle Teile des Nervensystems liegen im Epithel der Haut.

Das Zentralnervensystem der Tunikaten (Manteltiere [Fig. 20]) beschränkt sich entweder auf ein einfaches dorsal vom Pharynx gelegenes Ganglion, welches bei den Salpen eine ansehnliche Größe erreicht, oder es besteht, wie bei den Appendicularien aus einem in Größe erreicht, oder es besteht, wie bei den Appendicularien aus einem in drei Partien eingeschnürten Gehirnganglion und verlängert sich in einen

ansehnlichen Nervenstrang, welcher in den Schwanz eintritt, an der Basis desselben in ein Ganglion anschwillt und im weiteren Verlaufe unter Abgabe von Seitennerven mehrere kleinere Ganglien bildet. In dem Ruderschwanze liegt ventral vom Nervenstrang die Chorda dorsalis, welche die ganze Länge des Schwanzes durchzieht, und der seitlich die Schwanzmuskulatur anliegt. (Fig. 44.)

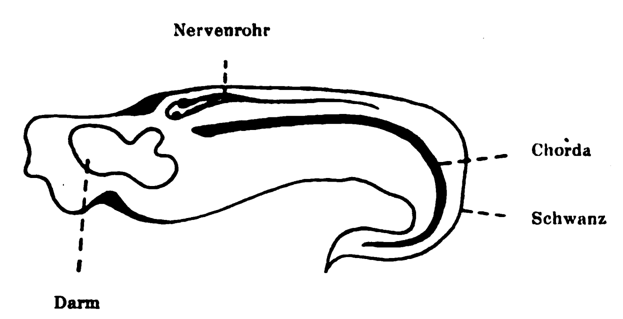


Fig. 20. Medianschnitt einer Ascidienlarve (Tunicata) schematisch dargestellt. Nach R. Hertwig.

Eine ausführliche Schilderung des Nervensystems der Wirbellosen gibt Gegenbaur in seinem bekannten Lehrbuche der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. I p. 705—722.

Überblickt man das Ganze, so bietet sich das Nervensystem der Wirbellosen in seiner einfachsten Form als ein diffuser subepithelial, zwischen Epithel und Muskelschlauch gelegener Nervenfaser- und Nervenzellplexus dar. Dieser Plexus fängt an derjenigen Stelle, wo sich die Sinnesorgane anhäufen und Mundhilfsorgane sich ausbilden, an, sich zu konzentrieren. Es bildet sich dort ein mit gedrängter liegenden Nervenzellen versehener Nervenring aus. Nervenzellen und Nervenfasern kondensieren sich am Ring zu Haufen und zu ringförmig gelagerten Strängen, und letztere verbinden die konzentrierten Zellager mit dem peripherischen Nervenplexus. Indem nun die Zellhaufen am Schlundringe sich immer mehr vergrößern, nehmen sie entweder die ringförmigen Stränge in sich auf resp. umscheiden sie, d. h. es bilden sich zwei symmetrisch nahe beieinander liegende Ganglien oder es bleibt der Schlundring wie vorher bestehen. Die beiden zur Seite des Schlundes gelegenen Ganglien verschmelzen dann zu einem einheitlichen Organ, dem Supraösophagealganglion (bzw. Zerebralganglion resp. Gehirn). Die Entwicklung des Zentralnervensystems gestaltet sich dann weiter in der Weise, daß die Verbindungsbahnen zwischen dieser ersten Zentralstelle und dem Nervenplexus sich auch zu Strängen kondensieren. Bald erreichen diese Stränge eine solche Ausdehnung, daß sie den ganzen Körper axial durchziehen. Die Zahl dieser Stränge und ihre Lage-

rung ist verschieden; am stärksten sind gewöhnlich die Ventralstränge, während die Lateral- und Dorsalstränge viel dünner sind. Diese Stränge enthalten in ihrem Verlaufe außer Nervenfasern auch mehr oder weniger zahlreiche Nervenzellen; sie sind durch Kommissuren miteinander verbunden und gehen am Körperende häufig schlingenförmig ineinander über. (Fig. 13.)

Mit der Ausbildung der Körpermetamerie, der homonomen wie heteronomen, sammeln sich die bisher in den Strängen zerstreut liegenden Nervenzellen zu einzelnen isoliert lagernden Haufen an und bilden im Verlaufe der Stränge getrennt voneinander liegende paarige oder unpaare Ganglien, welche an Zahl zumeist der Zahl der Metameren entsprechen. Während die vorderste Zentralstation, das Gehirn, dorsal vom Schlunde gelegen ist, liegen die anderen ventral vom Darm und bilden mit ihren sie verbindenden Strängen den sog. Bauchstrang. (Fig. 14 und 16.) Vom Gehirn gehen Nervenbahnen zu den im Kopf liegenden Sinnesorganen und zu den am Munde gelegenen Anhängen aus, von den übrigen Ganglien Nervenbahnen, die das Zentralnervensystem mit dem peripher gelegenen Nervenplexus verbinden.

Je nach der Organisation des tierischen Körpers, besonders je nach der Verschmelzung der einzelnen Metameren zu größeren gemeinsamen Körperabschnitten, je nach der Ausbildung von Bewegungsanhängeapparaten bald mehr im vordersten oder mittleren oder hinteren Körperabschnitt, je nach der Entwicklung von besonders kondensierten Sinnesapparaten, je nach der Langgestrecktheit oder Gedrungenheit des ganzen Körpers etc. variiert die spezielle Ausbildung und Konzentration des Zentralnervensystems. Dies zeigt sich darin, daß einzelne oder viele Bauchganglien miteinander zu wenigen verschmelzen (Fig. 16), ferner darin, daß sich im Kopfbezirk eine größere Anzahl von Ganglien ausbildet, die entweder getrennt, nur durch Kommissuren miteinander verbunden, liegen (Fig. 17) oder sich zu einer einzigen großen kompakten Ganglienmasse vereinigen (Fig. 18), welche bei den Hymenopteren ihren höchsten Grad erreicht. Die Zentralisation kann schließlich so weit gehen, daß sämtliche Ganglien, sowohl Zerebral- wie Ventralganglien, zu einer einheitlichen Masse verschmolzen sind. Zu erwähnen ist schließlich noch, daß das Zentralnervensystem bei den Chordaten (also Tunikaten unter den Wirbellosen) sich wenigstens im Schwanzteil dorsal vom Darm und von der Chorda gelagert hat (Fig. 20) und daß es bei den Bryozoen einen Hohlraum aufweist, der sich durch seine ganze Länge hinzieht. (Fig. 19.)

Einen ähnlichen Aufbau des Nervensystems schildert kurz Rádl p. 222:

„Auf niedrigeren Organisationsstufen bleiben die universalen Ganglien ziemlich selbständig und treten als untereinander gleichwertige Einheiten zum Aufbau des Zentralnervensystems zusammen; wo aber die Organisation mehr vorgeschritten ist, dort tritt eine Zentralisation des Nervensystems ein, indem sich mehrere Ganglien zu höheren Einheiten verbinden. Dieser Fortschritt im Aufbau des Nervensystems läßt sich besonders an der Bauchganglienkette der Arthropoden Schritt für Schritt verfolgen. Bei den Tausendfüßern liegt in jedem Körpersegment ein Ganglion; bei den Insekten und Krustazeen fließen aber die Bauch- und Thorakalganglien mehr oder weniger enge zusammen, bis bei einigen, wie z. B. bei der Fleischfliege (Sarcophaga) oder bei der gemeinen Krabbe (Carcinus) alle Ganglien des Bauchstranges zu einem Zentrum zusammentreten, wobei allerdings die Grenzen der einzelnen Ganglien mehr oder weniger sichtbar erhalten bleiben."

Nach diesen tatsächlichen Verhältnissen, wie sie sich in den einzelnen Abteilungen der Wirbellosen zeigen, ist nun die Frage zu beantworten, ob das Zentralnervensystem der Wirbeltiere aus demjenigen der Wirbellosen abgeleitet werden kann. Die Mehrzahl der Forscher dürfte die Frage wohl bejahen, nur über das Wie des Entwicklungsvorganges sind die Ansichten sehr geteilt. Wenn man das Zentralnervensystem der Wirbellosen neben dasjenige der Wirbeltiere stellt, so fällt der Unterschied zwischen beiden sofort ins Auge. Gegenüber der Mannigfaltigkeit der Gestaltung bei den Wirbellosen steht die Gleichartigkeit des Grundbaues bei den Wirbeltieren. Ähnlichkeiten zwischen beiden zeigen sich genügende. So geht, wie geschildert wurde, die Konzentration der Nervensubstanz bei einzelnen Wirbellosen so weit, daß sich eine kontinuierliche einheitliche Masse bildet, so ist das Zentralnervensystem bei anderen Wirbellosen auch dorsal vom Intestinalkanal und von der Chorda gelagert, so enthält es bei einzelnen schließlich auch einen durch die ganze Länge der zentralen Masse durchgehenden kanalartigen Hohlraum. Aber bei keiner der Gruppen summieren sich die Ähnlichkeiten so zusammen, daß dadurch ein unmittelbarer Übergang von der einen Art zur anderen hergestellt werden kann. Gegenüber mancher Ähnlichkeit sind bei jeder Gruppe der Wirbellosen die Unterschiede im Bau des Zentralnervensystems im Vergleich zu dem der Wirbeltiere so große, daß sich eine lückenlose Kontinuität nicht erkennen läßt. Aus diesem Grunde kamen die Forscher, wie schon bei Besprechung der

Spitzerschen Arbeit erwähnt wurde, zu der Überzeugung, daß sich der Vertebratentypus aus keinem der zur Zeit lebenden Typen der Wirbellosen gebildet hat, sondern daß sich die verschiedenen Klassen der Wirbellosen und die Vertebratenklasse, jede für sich, aus einem allen gemeinsamen Vorfahren abgezweigt haben. Hierbei hätte nun jede Klasse sich nach besonderen, von den Lebensverhältnissen abhängigen Einflüssen eigens differenziert, so daß jede mit der anderen, weil aus dem gleichen Vorfahren stammend, gewisse Ähnlichkeit aufweist, aber sonst doch wesentlich verschieden ausgestaltet wäre.

Über die Art nun, wie sich der Vertebratentypus aus diesem gemeinsamen Vorfahren entwickelt hat, gehen die Ansichten sehr auseinander. Es würde zu weit führen, alles, was darüber erforscht ist, und wie das Erforschte gedeutet worden ist, hier anzuführen. Ich will nur neben der schon gegebenen Auffassung von Spitzer die kurze Darstellung, die H. E. Ziegler zusammenfassend in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere gibt, anführen, ferner eine Hypothese von Gaskell ausführlicher erläutern, und schließlich noch eine von Delsman aufgestellte Hypothese erwähnen.

Ziegler sagt darüber folgendes: „Zur Zeit, als der Blastoporus (Urmund des Gastrulastadiums) Mund war, stellte die Medullarplatte eine Flimmerrinne dar, welche zu dem Munde führte, ähnlich dem Flimmerstreifen, welcher an der Ventralseite der Trochophora (Larvenzustand) von Anneliden und Mollusken verläuft. Die Ernährung fand also in der Weise statt, daß feine Nahrungsteilchen durch die Flimmerung der Medullarplatte in den Blastoporus geführt wurden. Als dann die Medullarplatte rinnenförmig wurde und an ihrem Teile vom Ektoderm überdeckt war, ging der Wasserstrom durch den vorderen Neuroporus ein und gelangte durch den Canalis neurentericus in den eigentlichen Darmkanal. Aus diesem mußte das Wasser durch periodische Umkehrung der Strömungsbewegung wieder ausgeleert werden oder durch die Körperwandung hindurch diffundieren. Das eine wie das andere war ein unvorteilhafter Umstand, welcher behoben wurde, indem an dem eigentlichen Darm andere Öffnungen entstanden, der After, die Kiemenspalten und der Mund. Vielleicht ist der After die älteste dieser Öffnungen und hatte ursprünglich nur die Funktion, das durch den Neuralkanal einströmende Wasser periodisch aus dem Darmkanal abzulassen. Als dann der Mund und die Kiemenspalten entstanden, war die Nahrungszufuhr durch den Neuralkanal nicht mehr nötig und folgte die Obliteration des Canalis neurentericus. Nachdem der Neuralkanal seine Verbindung mit dem

Darm verloren hatte, hatte vielleicht das Epithel des Zentralkanales noch lange Zeit die Funktion eines Sinnesepithels, bis im weiteren Gange der Stammesentwicklung auch der Verschluß des vorderen Neuroporus erfolgte.“

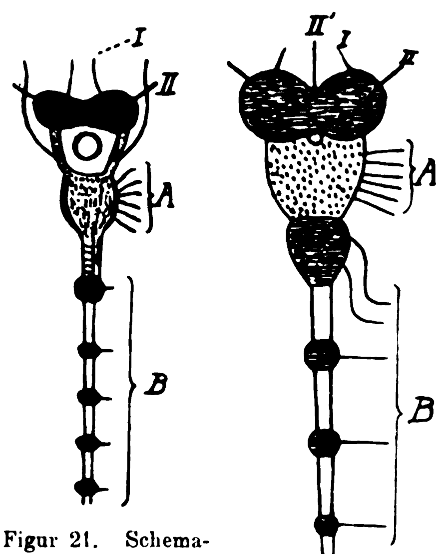
Gaskell ist der Ansicht, daß das Zentralnervensystem der Wirbeltiere sich aus demjenigen der wirbellosen Appendikulaten, speziell der Limulusart (Molukkenkrebs) entwickelt hat. Ein Hindernis bildete bisher der Gegensatz, daß das Nervensystem der Wirbellosen segmentiert ist, während das der Wirbeltiere einen durchlaufenden unsegmentierten Zentralkanal besitzt. Wenn nun, wie aus den Untersuchungen von Gaskell hervorgehen soll, der Zentralkanal der Wirbeltiere nichts anderes ist, als der epitheliale Digestionskanal der Wirbellosen, so war diese Schwierigkeit gehoben und die Ableitung des einen Zentralnervensystems aus dem anderen möglich. Dazu war dann noch der weitere Nachweis zu erbringen, daß sich bei den Vertebraten ein neuer Digestionskanal gebildet hat, der nun ventral vom Zentralnervensystem lag, während der primäre der Invertebraten bis auf das supraösophageale Ganglion dorsal von ihm lag.

Es ergab sich Gaskell bei diesem Vergleich, daß die Gehirnhemisphären mit den Seh- und Riechnerven genau mit den supraösophagealen Ganglien korrespondieren, daß die Crura cerebri mit dem zwischen ihnen gelegenen epithelialen Infundibularkanal, mit welchem sie die ventrale Oberfläche des Gehirns erreichen, genau den ösophagealen Kommissuren entsprechen, und daß sich die Pinealaugen harmonisch einfügten als Überreste der Medianaugen von den wirbellosen Vorfahren. Der letztere Umstand läßt den Autor annehmen, daß der wirbellose Vorfahre eher den Arthropoden, speziell dem Limulustypus (Molukkenkrebs), angehören müsse, als den Anneliden.

Die Hypothese von Gaskell begreift es in sich, daß das Vertebratengehirn durch Konzentration und ständige Vergrößerung der Supra- und Infraösophagealganglien, und zwar zusammen mit den sie verbindenden Ösophaguskommissuren, bis zu solchem Grade gewachsen ist, daß der Ösophagus immer weiter eingeschnürt und schließlich funktionslos wurde, und die Wände des Kopfmagens zum Teil das auskleidende Epithel der Ventrikelhöhlen, zum Teil das membranöse Dach oder der Plexus chorioideus wurden. In den niederen Gruppen der Arthropoden findet man daher den Anfang dieser Konzentration, welche bei höheren Arten weiter fortschritt und zur Zusammenballung solcher Hirnmasse führte, die dann vergleichbar

ist mit dem Gehirn niederer Vertebraten, wie es Ammocoetes darstellt.

Das Nervensystem der Arthropoden kann man nach Gaskell in einen preoralen und in einen infraoralen Abschnitt teilen. Letzteren kann man wieder teilen in einen prosomatischen, mesosomatischen und metasomatischen. Das infraösophageale Ganglion kann bei den meisten Arthropoden als eine Ganglienmasse betrachtet werden, welche durch Verschmelzung der prosomatischen oder Mundganglien entstanden ist, während die mesosomatischen und metasomatischen noch einzeln und getrennt bleiben. Die Zahl der Ganglien, welche verschmolzen sind, erkennt man am Embryo, an welchem man Markierungen der einzelnen Ganglien oder der Neuromeren noch sieht, während diese am erwachsenen Tier nicht mehr sichtbar zu sein brauchen. So kann man nachweisen, daß das infraösophageale Ganglion des Craifisches aus sechs prosomatischen Ganglien zusammengesetzt ist. Die von Gaskell gegebenen Figuren 21, 22, 23 veranschaulichen die aufsteigende Konzentration und Verschmelzung der Ganglien und die Homologie mit Ammocoetes.



Figur 21. Schematische Darstellung des vorderen Abschnittes des Zentralnervensystems von Astacus (Flusskrebs). Nach W. H. Gaskell.

Fig. 22. Schematische Darstellung des vorderen Abschnittes des Zentralnervensystems von Scorpio. Nach W. H. Gaskell.

Zuerst sind die vordersten Ganglien zu einer Masse, dem supraösophagealen Ganglion verschmolzen. In ihm liegen die Zentren für Optikus, Olfactorius und I. Antenne. Dann verschmelzen die prosomatischen Ganglien zum Unterschlundganglion. In ihm liegen die Zentren für die Nerven der Mundteile und der II. Antenne und zuletzt verschmelzen nach und nach die mesosomatischen Ganglien, welche die Zentren für die respiratorischen Apparate enthalten. Gleichzeitig verschmelzen Oberschlund — Unterschlund — und die weiteren Ganglien zu einer

zusammenhängenden Zentralnervenmasse, während die metasomatischen Ganglien in der Kaudalregion sich vereinigen. Mit der Verschmelzung der mesosomatischen Ganglienmasse mit der prosomatischen geht einher, daß die Lokomotionsfunktion der bisherigen mesosomatischen Apparate verloren geht und diese Zentren ganz in den Dienst der Respiration treten.

Ein so verschmolzenes Gehirn, wie es Thelyphonus (Fadenskorpion) zeigt, ist nach Gaskell vollständig homolog dem Vertebratengehirn, welches auch aus drei Teilen aufgebaut ist, nämlich 1. dem prächordalen Gehirn oder den Gehirnhemisphären im Verein mit den basalen und optischen Ganglien. Es korrespondiert mit dem supraösophagealen Ganglion mit seinem olfaktorischen und optischen Teilen, die vor dem Infundibularkanal oder dem alten Ösophagus liegen, 2. dem epichordalen Gehirn, welches wiederum teilbar ist in eine trigeminale und eine Vagusabteilung. Von diesen Abteilungen entspricht die trigeminale genau der verschmolzenen prosomatischen Ganglieugruppe und die Vagusgruppe der verschmolzenen mesosomatischen.

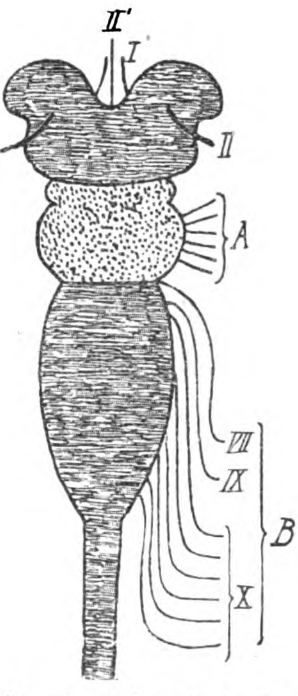


Fig. 23. Schematische Darstellung des vorderen Abschnittes des Zentralnervensystems von Ammocoetes. Nach W. H. Gaskell.
I Olfactorius.
II Optikus.
II' Nerv des Medianauges.
A Nerven aus dem Unterschlundganglion.
B Nerven aus den Thorakalganglien.
(Vgl. hierzu die Fig. 21 u. 22.

Mit der Massenzunahme und Verschmelzung der Ganglien besonders zunächst der beiden vordersten, des Supra- und Infraösophagealen, wurde, wie schon erwähnt, der Ösophagus immer stärker komprimiert, bis es schließlich zu einer Obliteration desselben an der Grenze zwischen den beiden Ganglien kam, wobei ein blindsackartiger Fortsatz, das Infundibulum, bestehen blieb, der für das Zentralnervensystem der Vertebraten als typischer Rest des ehemaligen vorderen Teils des Digestionskanals bestehen blieb. Durch diese Abtrennung des ehemaligen Digestionskanales und Einbeziehung in das Zentralnervensystem als zentrale Röhre war dem Wachstum des Nervensystems freie Bahn geschaffen, indem es nicht mehr in Kollision mit dem Digestionskanal kam, weil

letzterer nun einen neuen Weg sich gebahnt hatte, der unabhängig und nun ventral vom Zentralkanal (dem ehemaligen Digestionstraktus) seinen Verlauf nahm. (Fig. 7 und 8.)

Vergleicht man nun den Bau des Gehirns von Ammocoetes zunächst mit dem von Petromyzon, so wird die ganze Decke des Gehirns von Ammocoetes in der epichordalen Region von einer aus vielen Falten bestehenden epithelialen Membran gebildet, die nur an einer Stelle von dem Verlauf des 4. Hirnnerven eingeschnürt und unterbrochen wird. wo auch die ersten Anfänge des Cerebellum sich zeigen. (Fig. 8.) Bei Petromyzon ist nervöses Material von ventral nach dorsal aufgestiegen und hat noch zur Bildung der Corpora quadrigemina post. geführt. Hierdurch ist dann der Aquaeductus Sylvii entstanden. Bei den Amphibien wird dieser dorsale Kleinhirnstreifen schon etwas größer, vermehrt sich bei den Fischen noch mehr und es kommt zur Bildung der Kleinhirnhemisphären, deren Ausbildung bei den Mammaliern immer weiter fortschreitet.

Ebenso, meint Gaskell, könne man verfolgen, daß die vorderen Gehirnhemisphären des Menschen sich aus den Hirnlappen von Ammocoetes durch Wachstum der Nervenmasse über dem ursprünglich membranösen Mantel gebildet haben, und daß bei allen Vertebraten die übrigen Dachpartien bestehen bleiben als einfache epitheliale Bildungen, die Plexus chorioidei, das Dach des 4. Ventrikels und die Lamina terminalis. (Nach Johnston zeigen die Verhältnisse bei Petromyzon, daß das primitive Vertebratenhirn ein in seiner ganzen Länge chorioidales Dach besitzt. welches nur durch Kommissuren Verdickungen hat.)

In der ganzen Gruppe der Arachniden und bei Limulus. bei den alten ausgestorbenen Seeskorpionen Eurypteros. Pterygotus etc. existierten zwei oder mehrere Medianaugen, welche von gut abgegrenzten Optikusganglien innerviert werden. Bei Limulus haben diese Augen angefangen, ihre Funktion zu verlieren (Lancester). In gleicher Lage findet man bei Ammocoetes ein Paar Medianaugen. von welchen eins deutlich und wohl ausgebildet ist. Es besitzt einen Sehnerv, der aus einem gut abgegrenzten Hirnteil, dem Ganglion habenulae, entspringt. Dieses Auge besitzt Arthropodentypus und hat wahrscheinlich dieselbe Funktion wie bei Limulus. In der weiteren Vertebratenentwicklung verliert das Pinealauge an Deutlichkeit des Ursprungs. Seine optischen Ganglien (Ganglia habenulae) geraten mehr und mehr in den Hintergrund. bis das Ganglion habenulae nur noch als ein kümmerlicher Rest übrig bleibt mit wenigen

Zellen, die im Thalamus opticus liegen. Aus dem Medianauge entsteht die Glandula pinealis mit ihrem Pigment und Gehirnsand als ein Teil des ursprünglichen Ösophagus. Nach Gaskell ist das Pinealauge von allen Merkmalen das deutlichste, welches die Natur stehen gelassen hat, um den Entwicklungspfad aufzuweisen. (Auch nach Johnston funktioniert der Pinealapparat bei Petromyzon als ein lichtperzipierendes Organ und steht in Beziehung zum Ganglion habenulae.)

Nach Gaskell sind nicht Amphioxus und die larvalen Tunikaten zum Ausgangspunkt für die Entwicklung des Vertebratengehirns zu nehmen, weil Amphioxus und die Tunikaten degenerierte Formen eines Ammocoetes ähnlichen Wirbeltieres sind.*) Ammocoetes zeigt aber diese Degeneration nicht. Er ist auch kein Parasit und deshalb degeneriert, sondern er ist freilebend; er saugt sich mit seinem Munde nur an Steinen an, um sich gegen die Strömung zu sichern, nicht aber an Fischen, um von deren Nahrung zu leben (wie Dohrn meint). Er ist kein Abkömmling der gnathostomen Fische und keine Rückbildung von diesen. Die Tunikaten dagegen seien degenerierte Vertebraten, weil sie nur im larvalen Zustande Vertebratencharaktere zeigen, während diese Charaktere in der erwachsenen Form schwinden und das Tier aus höherer Organisationsform in eine niedere sinkt. Beim Ammocoetes aber ist es umgekehrt. Der Larvenzustand (Ammocoetes) zeigt niedere Formung und das erwachsene Tier (Petromyzon) stellt den höheren Vertebratentypus dar. Das zeige sich an der Ausbildung des Kopfschädels, des Zentralnervensystems, des neuen Digestionsapparates und an der Abstreifung von Organen, welche in Struktur und Funktion dem Arthropodentypus angehören. Petromyzon ist also der elementare Vertebrate, von dem einerseits höhere Vertebraten aufsteigen, andererseits Amphioxus und die Tunikaten absteigen.

Die Einwürfe der Embryologen, daß das Nervensystem vom Ektoderm, der Digestionskanal vom Entoderm gebildet wird, läßt Gaskell nicht gelten. Sie münden beide ineinander, und was an der Einmündungsstelle aus dem einen oder anderen Keimblatt sich ausbildet, läßt sich schwer feststellen. Seine Hypothese von der Bildung des Zentralnervensystems erklärt die Bildung besser als die

---

*) In der neuesten Arbeit über den Amphioxus von Victor Franz kommt der Autor zu dem Ergebnis, daß der Lanzettfisch in keinem Punkte rückgebildet ist, sondern daß er bis zu bestimmtem Grade in eigener Art über die Ausgangsform der Kranioten hinaus entwickelt ist. Andere Autoren, wie z. B. Ariens Kappers, scheinen doch mehr der Ansicht Gaskells zu sein.

dogmatische Keimblätterlehre, die von verschiedenen Seiten schon starke Anfechtungen erfahren hat.

Diese letztere Ansicht von Gaskell scheint mir eine gewisse Berechtigung zu haben. Ich habe auch den Eindruck, daß die Ansicht, das Zentralnervensystem entstehe ausschließlich aus dem äußeren Keimblatt, eine zu starr dogmatische ist. Man braucht sich nur Querschnitte von Hühnerembryonen aus den ersten Tagen anzusehen, um in bezug auf diese Lehre zu Zweifeln zu kommen. Man beobachtet in diesen ersten Entwicklungsphasen, daß in der dorsalen Medianlinie die drei Keimblätter noch nicht getrennt sind, daß vielmehr die massenhaften gleichartigen Keimzellen hier einen großen aneinander geballten Haufen bilden, der sich kontinuierlich ohne jede Unterbrechung und ohne jede mögliche Unterscheidung einzelner Elemente von anderen von der nach außen gerichteten Peripherie bis zu der nach innen gerichteten des Embryo hinzieht. Dieser Zusammenhang aller gleichartig aussehenden Keimzellen besteht auch in Gegenden, wo sich die Medullarrinne schon in beträchtlicher Tiefe gebildet hat. (Fig. 23a.) Erst in den oraleren Gegenden des ca. 3 Tage alten Embryos, wo die Medullarrinne schon nahe der Schließung zum Rohr ist, haben sich auch in der dorsalen Medianlinie die Keimblätter so isoliert, daß sie als solche klar voneinander zu scheiden sind. In der intermediären Zeit zwischen dem Ursprungs- und diesem letzterwähnten Stadium, sind sie aber in der dorsalen Mittellinie so miteinander verschmolzen, daß es unmöglich ist, zu sagen, welche von all diesen Keimzellen dem äußeren, dem mittleren und dem inneren Keimblatte angehören. Höchstens von den ganz an der äußeren oder inneren Peripherie gelegenen Zellen läßt sich dies mit Wahrscheinlichkeit bestimmen. Es gehen aber aus dem gemeinsamen Zellhaufen der drei Keimblätter viel mehr Keimzellen in die Medullarrinne über als gerade an der äußeren Peripherie gelegen sind. Nach diesen Verhältnissen, wie sie sich dem Beschauer darbieten, komme auch ich zu der Ansicht, daß zur Bildung des Medullarrohrs nicht nur Elemente des Ektoderms, sondern zu mindestens auch des Mesoderms, vielleicht auch des Entoderms beitragen.



Fig. 23a.

Gaskell bemüht sich schließlich gegenüber Einwürfen von Fürbringer zu erweisen, daß die Kranialregion älter wäre als

die spinale, daß ferner der nahe Vorfahre der Vertebraten segmentiert gewesen ist, und daß in der Entwicklung der Tiere das Zentralnervensystem ein ungleich bedeutsamerer Faktor gewesen ist als der Ernährungskanal. Der dominierende Faktor des Entwicklungsprozesses, wobei höhere Formen aus niederen entstehen, sei die ständige Zunahme von Hirnkraft, unmaßgeblich von dem Umstande, ob sich der Ernährungskanal dabei mit verändert. Die Geschichte der Entwicklung zeige deutlich, daß das Ego des Individuums im Gehirn liegt und nicht im Ernährungskanal. Welche Veränderungen auch immer in anderen Organen vor sich gehen, die Frage, ob eine höhere oder niedere Tierform entsteht, sei abhängig von der Umbildung des Gehirns. Es sei daher klar, daß der wirbellose Vorfahre der Wirbeltiere ein etwas winzigeres Gehirn gehabt haben muß, als das niederste Wirbeltier, während das für den Digestionskanal nicht zu sein braucht.

Auch in funktioneller Hinsicht bewiesen die experimentellen Beobachtungen von Ward und Maxwell am Erdwurm, Flußkrebs und an Nereis, ferner von Bethe am Flußkrebs und anderen Arthropoden und von Celesia an Astacus, daß

1. die supraösophagealen oder preoralen Ganglien der höheren Arthropoden genau vergleichbar mit der prechordalen oder Vorderhirnregion der Vertebraten seien nicht nur wegen ihrer Verbindung mit dem speziellen Olfaktorius- und Optikusorgan, sondern auch in ihrer führenden Rolle und in ihrem hemmenden Einflusse auf tiefer gelegene Ganglienzentren;
2. die verschmolzenen prosomatischen oder Mundganglien, welche mit den supraösophagealen durch die Schlundkommissuren verbunden sind, genau vergleichbar mit dem trigeminalen oder präotitischen Teil der epichordalen Hirnregion der Vertebraten wären. Die Ähnlichkeit bestände nicht nur darin, daß dieser Hirnteil mit den Nerven der prosomatischen Gliedmaßen und Segmenten Verbindungen hat, sondern auch darin, daß dieser Hirnabschnitt als großes koordinatorisches und Gleichgewichtszentrum funktioniert, ein Zentrum, welches, obgleich subordiniert dem Supraösophagealganglion, es dem Tiere doch ermöglicht, koordinierte Gehbewegungen auszuführen und sein Gleichgewicht, wenn es gestört ist, zu erlangen, wenn dieses supraösophageale Ganglion entfernt worden ist. In der korrespondierenden Hirnregion der Vertebraten fände man auch bei Ammocoetes, daß die Trigeminusgruppe nicht nur die Reste der prosomatischen Anhänge versorgt, sondern daß von

dieser Gegend aus sich auch das Kleinhirn und die hinteren Vierhügel entwickeln. Man könne also einen deutlichen koordinatorischen und equilibrierenden Mechanismus verfolgen von der beginnenden Konzentration der prosomatischen oder Mundganglien bei den Würmern bis herauf zu der mächtigen Kleinhirnmasse und den Corpora quadrigemina beim Menschen.

Die mesosomatischen oder thorazischen Ganglien, welche ursprünglich getrennt waren, versorgen bei einer großen Anzahl von Arthropoden Organe, welche zum Gehen und Schwimmen dienen. In vielen Fällen tragen diese Organe den respiratorischen Branchialapparat. So sind bei Limulus die mesosomatischen Anhänge in weitem Umfange branchial, wenn sie auch noch Schwimmfunktion beibehalten. Beim Skorpion dagegen sind alle Andeutungen zur Bewegungsfunktion geschwunden und nur die respiratorische Funktion ist geblieben.

Die Beobachtungen von H y d e (Journ. of Morphol. 1894) hätten gezeigt, daß jedes Paar der mesosomatischen Ganglien bei Limulus als ein unabhängiges respiratorisches Zentrum für ihren eigenen Branchialapparat funktionieren kann, und daß die mesosomatischen Ganglien zusammen als ein automatisches Respirationszentrum, unabhängig von den prosomatischen wie supraösophagealen Ganglien funktionsfähig sind. Da sich durch Konzentration von immer mehr dieser Ganglien und durch Verschmelzung mit den prosomatischen bei Thelyphonus die Medulla oblongata bildet, so könne man nun verstehen, daß ein automatisches respiratorisches Zentrum in dieser Oblongata liege, welches unabhängig sowohl von den prosomatischen wie supraösophagealen Ganglien funktionieren kann. In völliger Übereinstimmung damit besitze auch bei Ammocoetes und bei allen Vertebraten die Medulla oblongata das automatische Respirationszentrum.

Auch bei den Wirbellosen übten allgemein die oraler gelegenen Ganglien einen inhibitorischen Einfluß auf die kaudaleren aus, indem nach Abtrennung der oraleren die Reflexerregbarkeit der kaudaleren erhöht sei. Das stimme ganz mit dem Verhalten der Vertebraten überein.

Vergleicht man diese recht bestechend wirkende G a s k e l l sche Anschauung von der Entwicklung des Zentralnervensystems der Vertebraten mit den Anschauungen, welche Z i e g l e r, S p i t z e r u. a. vertreten, so ist zunächst festzustellen, daß alle Autoren von einem phyletischen Zusammenhang überzeugt sind. Nur über den Weg, den die Phylogenese eingeschlagen hat, sind sich die Autoren

uneinig. Auch darin stimmen sie noch überein, daß ein Teil des ursprünglichen Digestionstraktus der Wirbellosen in den Bau des Zentralnervensystems der Wirbeltiere mit einbezogen worden ist. Bei den einen, welche den ektodermalen Teil, die Neurostomalrinne oder Wimperrinne, als den in das Nervensystem einbezogenen Teil betrachten, bleibt die Schwierigkeit noch ungelöst, daß bei dieser Entwicklungsart das Zentralnervensystem ebenso ventral vom Digestionskanal gelagert bleibt, wie es bei den Wirbellosen gewesen, während in Wirklichkeit bei den Vertebraten das Zentralnervensystem dorsal vom Digestionstraktus liegt. Bei den anderen, wie z. B. Gaskell, welche den entodermalen Teil des Digestionstraktus zum Zentralkanal der Wirbeltiere werden lassen, erhebt sich die Schwierigkeit, daß in der Ontogenese die Neuralrinne der Vertebraten doch zum wesentlichsten Teil wenigstens aus dem Ektoderm entsteht. Spitzer glaubte nun beide Schwierigkeiten durch die Annahme einer Torsion der im Bereich der Chorda gelegenen Abschnitte des Digestionskanales zu überwinden; — ein immerhin glücklicher Gedanke. Denn hätte sich die Entwicklung so abgespielt, dann wäre die Neurostomalrinne, also der ektodermale Abschnitt, der Vorläufer des Zentralkanales (der Vorgang wäre also embryologisch einwandfrei), und ferner würde diese ektodermale Ursprungsstätte des Nervensystems durch die Drehung auf die dorsale Seite kommen, und damit auch die morphologische Lagerung der Teile einwandfrei sein. Das wäre gewiß sehr schön, wenn sich die Torsion nur wirklich vollzogen hätte, was eben nicht nachweisbar ist.

Glücklicher als der Spitzersche Versuch scheint mir derjenige von Delsman zu sein, der durch eine kühne Hypothese das Dilemma zu überwinden sucht. Dieser Autor nimmt an, daß die Vertebraten von den Protostomiern, speziell von den Anneliden abstammen, indem der Ösophagus dieser Vorfahren sich zum Medullarohr der Vertebraten umgewandelt und der übrige Darmtraktus, ebenso wie er eine Öffnung nach hinten (Anus) gefunden, so auch eine neue Mundöffnung nach vorne sich gebahnt hätte, so daß es nach Delsman eigentlich richtig wäre, die Vertebraten als Tritostomier zu kennzeichnen. Die Homologie beider Bildungen, des alten Ösophagus und des Medullarrohres, springe in die Augen. Beide stellen ein langes, englumeniges, kleinzelliges, ektodermales Rohr dar, welches an dem einen Ende (Mundöffnung—Neuroporus) mit der Außenwelt, am anderen Ende (Blastoporus—Canalis neurentericus) mit dem Darmtraktus in Verbindung steht. Beide Bildungen sind mit Wimpern bekleidet, die auch bei Amphioxus

und auch bei den höheren Chordaten in gleicher Richtung funktionieren wie bei den Protostomiern. Der Schlund war zu der Metamorphose besonders geeignet, weil er als ektodermales Gebilde von anfang an ein Sinnesorgan gewesen ist und als solches zunächst zur Perzeption des einströmenden Wassers und der in letzterem enthaltenen Nahrungsbestandteile diente und noch heute bei den Wirbellosen diese Funktion erfüllt. Delsman nimmt ferner an, daß die Gehirnplatte der Vertebraten der Scheitelplatte der Trochophora (Larvenzustand der Anneliden) homolog ist, und daß der zum Nervenrohr gewordene Ösophagus sich noch eine Strecke weit nach vorne verlängert und die Scheitelplatte gleichsam annektiert hat, so daß diese, sich einkrümmend, zum vorderen Abschnitt des Hirnbläschens wurde. Der hintere Abschnitt des Gehirns, das Deuterencephalon, stellt nach Delsman den vorderen Abschnitt des ehemaligen Ösophagus dar, die Hirnenge entspricht dem ursprünglichen Munde und das Archencephalon ist die als Fortsetzung des Ösophagus eingerollte Scheitelplatte. Bei dieser Annahme läßt sich nach Ansicht des Autors eine vollständige Homologie in dem Entstehen und der Lokalisation aller Sinnesapparate (Auge, Ohrbläschen, Geruchsorgan, Seitenlinienorgane) bei Evertebraten und Vertebraten erweisen. Der alte Ösophagus kommt bei der Metamorphose in ganzer Länge gegen die Bauchganglienkette zu liegen, ja er wird so dicht gegen letztere gedrängt, daß er das rechte und linke Ganglion jedes Paares voneinander trennt. Dadurch kömen die Kommissuren zwischen den beiderseitigen Ganglien nicht mehr gebildet werden, und infolgedessen wachsen die Nervenfasern in den Ösophagus, der in das Nervensystem als Medullarrohr aufgenommen wird, während die Bauchganglien der Würmer zu Spinalganglien der Vertebraten werden. Wie ehemals bei niederen Evertebraten die Nervenzellen sich wahrscheinlich aus Sinneszellen des Ektoderms gebildet haben, so bilden sich die Nervenzellen des Zentralorganes der niedersten Vertebraten aus den Sinneszellen des zum Zentralkanal umgewandelten Ösophagus. Dies ist ungefähr in Kürze der Inhalt der Delsmanschen Hypothese. Danach kann man die erste Frage etwa folgendermaßen beantworten:

So schwer es auch immer bleiben wird, einen ganz lückenlosen Zusammenhang resp. Übergang des Zentralnervensystems von den Wirbellosen zu den Wirbeltieren festzustellen, so sind doch die Annäherungen zwischen den Nervensystemen der Avertebraten und denjenigen der Vertebraten so starke, wie aus den Darlegungen Gaskells und Delsmans unzweifelhaft hervorgeht, daß zumindest ein hoher

Grad von Wahrscheinlichkeit besteht, daß beide aus einer gemeinsamen Stammform herrühren, aus der sich die Formen der Wirbellosen in mannigfaltigster Art mit der Tendenz zu steigender Konzentration, die Vertebratenform nach Erlangung einer einheitlichen kontinuierlichen Basis zu immer reicherer Entfaltung besonders des kranialen Abschnittes entwickelten.

Auf alle Fälle beweist die Embryologie, daß auch der Wirbeltierkörper sich in einer unendlich langen Entwicklungsreihe aus jenen einfachen Stadien allmählich aufgebaut haben muß, wie es die Wirbellosen zeigen. Denn in seiner ontologischen Entwicklung passiert er in schneller Reihenfolge diese Stadien von seiner ersten Anlage bis zu seiner vollen Entwicklung. Und was für den gesamten Tierkörper gilt, das zeigt sich ebenso in der Entwicklung des Nervensystems.

2. Kreuzen sich die Bahnen im Zentralnervensystem auch schon bei den Wirbellosen in erheblichem Maße?

Viele Forscher sind der Ansicht, daß sich die Bahnen im Zentralnervensystem der Wirbellosen nicht kreuzen, oder daß die kreuzenden Fasern an Zahl so gering sind, daß sie ganz unberücksichtigt bleiben können. So sagt Wundt sogar p. 175: „Nach dem Eintritt in das Leitungssystem der Großhirnrinde sind die bei den niederen Wirbeltieren fast ganz fehlenden, bei den höheren immer vollständiger werdenden Kreuzungen der Leitungsbahnen vollendet.“ Ferner p. 281: „Wie nun bei den Wirbellosen überhaupt die meisten Nervenbahnen auf der gleichen Körperseite bleiben.“ — Cajal sagt in seiner Abhandlung p. 18: „In der Tat, beim Amphioxus, bei den Würmern, bei denjenigen Tieren, bei welchen keine genügende sensorische Zentralisation existiert und die Medulla oder die sie vertretende Ganglienkette fast ausschließlich der Aufnahme der zentripetalen Impulse dient, gibt es keine zentralen Bahnen im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern nur intraganglionäre Wege, direkte und gekreuzte Reflexe, und zwar vorwiegend direkte wegen des bei weitem häufigeren Vorkommens der homolateralen motorischen Reaktionen.“ *) Auch Spitzer spricht sich in ähnlichem Sinne aus, indem er sagt: „Die Neuralplatte besteht aus zwei Längsbändern oder Strängen, von denen jeder ursprünglich hauptsächlich der homolateralen Seite angehört.“ **) Das ist wohl nicht anders zu deuten, als daß die

*) Bei Cajal nicht gesperrt gedruckt.

**) Gleichfalls von mir durch Sperrdruck hervorgehoben.

in diesen Neuralplatten gelegenen Nervenzellen ihre Leitungsbahnen hauptsächlich nach der homolateralen Seite aussenden und ebenso von ihr empfangen.

Wenn diese Ansicht zu Recht bestände, so wäre allerdings das Auftreten von kreuzenden Bahnen eine Erscheinung, die erst bei den Wirbeltieren bemerklich wird und es erübrigte sich, zur Erklärung dieser Erscheinung auch die Wirbellosen mit heranzuziehen. Es dürfte aber wohl angebracht sein, die Verhältnisse einmal eingehend nachzuprüfen, um über diesen Punkt größere Sicherheit zu erlangen. Ich glaube, daß man wohl gegenwärtig auf Grund zahlreicher exakter Einzeluntersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Wirbellosen, die mit den besten Methoden von vertrauenswürdigen Forschern angestellt wurden, ein unzweideutiges Urteil abgeben kann.*)

Im folgenden will ich daher eine Anzahl solcher Forschungsergebnisse anführen, aus welchen man eine Darstellung dieses Baues erhält, soweit er bisher aufgeklärt werden konnte. Dabei dürfte es für den Zweck, den wir verfolgen, am besten sein, wenn wir von den einfachen Gestaltungen allmählich zu höheren und komplizierteren aufsteigen.

Während bei den Protozoen und bei den niederen Metazoen, den Spongien, eine Differenzierung von Nervengewebe noch nicht eingetreten ist, vielmehr jede einzelne Zelle reizleitend und kontraktil ist, ist ein differenziertes Nervengewebe zuerst bei den Kuidarien (Nesseltieren) beobachtet und von den verschiedensten Autoren (Haeckel, Koelliker, Gebr. Hertwig, Schneider, Wolff u. a.) beschrieben worden. Kleinenberg konnte zwar bei Hydra keine Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen, aber er ist der Entdecker der sog. Epithelmuskelzellen resp. der Neuromuskelzellen (Fig. 24), jener merkwürdigen Sinneszellen des Ektoderms, welche kontraktile Fortsätze besitzen. Er betrachtete diese Bildungen „als den niedrigsten Entwicklungszustand des Nervenmuskelsystems, in welchem eine anatomische Sonderung

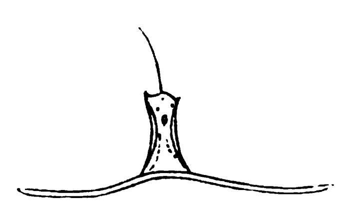


Fig. 24. Epithelmuskelzelle einer Aktinie. Nach Hertwig.

*) Die Untersuchungen von Rádl beleuchten zwar diese Verhältnisse bei den Wirbellosen schon recht stark, aber der Autor berücksichtigt eingehend nur die Verhältnisse am Auge, und zwar hier auch nur vorwiegend die unilateralen Kreuzungen.

der beiden Systeme in der Weise, wie sie bei allen höheren Tieren vorkommt, noch nicht stattgefunden hat, sondern jede einzelne Zelle die Trägerin jener doppelten Funktion ist, indem die Teile derselben, die als lange Fortsätze in der Mitte der Körperwandung verlaufen, kontraktil sind und als Muskel funktionieren, während der Zellkörper, von welchem sie ausgehen, der in unmittelbarer Berührung mit dem umgebenden Medium steht, Reize leitet und durch Übertragung derselben auf die Fortsätze die Kontraktion dieser auslöst". Ob es Tierformen gegeben hat, die allein auf diesen primitiven intrazellulären (M. Wolff) Reflexbogen beschränkt blieben, läßt sich nicht feststellen.*) Das von Kleinenberg nicht gesehene Nervengewebe ist dann von den Gebr. Hertwig bei verschiedenen Aktinienarten gesehen und beschrieben worden. Ich folge bei der Beschreibung den neuesten Untersuchungen von Max Wolff:

Das Ektoderm der Mundscheibe und der Tentakel zeigt schon auf einfachen dünnen Querschnitten sehr deutlich einen dreischichtigen Bau. Nach außen liegt die Epithelschicht, nach innen die Muskelfaserschicht, zwischen beiden, und ihre Elemente als ein dichtes Netz durchflechtend, eine verschieden stark ausgebildete Nervenfaserschicht (Fig. 11 u. 25). Wolff konnte diese Nervenfaserschicht nun am ganzen Körper der untersuchten Tiere feststellen, d. h. am Mauerblatt, Entoderm etc. Er bestätigt die Angaben der Gebr. Hertwig,

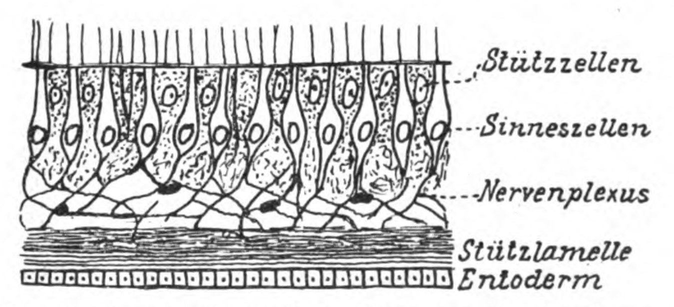


Fig. 25. Längsschnitt durch den Ringnerven einer Szyphomeduse (Charybden). Nach Claus.

welche die Nervenfaserschicht besonders reichlich an der Mundscheibe ausgebildet fanden und er stimmt Haeckel darin bei, daß hier schon damit eine ringförmige Zentralisation angebahnt ist, die dem an gleicher Stelle bei höheren Tierformen sich hier findenden Nervenringe analog ist. Dieses Verhalten, sagt er, findet auch seinen Ausdruck in der Größe der Nervenzellen, welche mit ihren Verästelungen die Nervenfaserschicht bilden. Die Mundscheibe enthält nicht nur die größten, sondern auch die zahlreichsten Nervenzellen. Es gelang Wolff auch der Nachweis besonderer motorischer Nervenfasern; sie treten in die Tiefe zwischen die Muskelfasern, auf denen

*) Nach experimentellen Untersuchungen an den Schwämmen kam G. H. Parker zu der Ansicht, daß diese niederen Tiere eine Muskulatur, aber keine Nerven besitzen. (cit. bei Rádl p. 124.)

sie mit relativ beträchtlicher Ausbreitung ihres Neuroplasmas endigen. (Fig. 11.) Mit der besonderen Anhäufung von Nervenzellen und Nervenfasern an der Mundscheibe, die Wolff direkt als Nervenring bezeichnet, stehen das ektodermale Nervensystem der Tentakel, das ektodermale Nervensystem des Mauerblattes, das ektodermale Nervensystem des Schlundrohres und des Drüsenstreifens der Mesenterialfilamente, sowie das entodermale Nervensystem in Verbindung. Jedes Tentakelbasiszentrum ist mit sämtlichen Tentakeln durch Bahnen verbunden. Die Reizschwelle dieser Bahnen ist für jede Region in bestimmter Weise abgestuft, wodurch isolierte Reaktionen zustande kommen könnten. Das ektodermale Nervensystem der Tentakel wird von einem Plexus mit spärlichen eingestreuten Nervenzellen gebildet. Ähnlich verhält sich das ektodermale Mauerblattsystem in seinen adoralen Partien, während es in den aboralen Teilen, mit Ausnahme der reichlich innervierten Fußscheibe, fast ausschließlich von den langen Nervenfortsätzen der in den Zentren gelegenen Zellen gebildet wird. Vom Sohlenrande verlaufen hier vielfach Bahnen zu den adoralen Teilen des Mauerblattes und zum Tentakelkranze. Das Nervensystem des Schlundrohrektoderms ist sehr arm an Nervenzellen, aber sehr reich an Nervenfasern. Diese sind Fortsätze von Nervenzellen, die im Nervenringe liegen und ziehen in dichten Bündeln unter den Drüsenstreifen der Mesenterialfilamente der vollständigen Septen zum entodermalen Nervenplexus der Septen, der wieder in den entodermalen Nervenplexus des Mauerblattes sich fortsetzt. Mit dem entodermalen Septennervensystem steht das Nervensystem der Akontien (mit Nesselkapseln dicht besetzte Fäden) in Verbindung. Die entodermalen Nervensysteme der Tentakel stehen entweder isoliert da oder sind durch das entodermale Nervensystem des Mauerblattes mit dem übrigen Nervensystem verbunden. Sinneszellen finden sich besonders reichlich auf den Universalsinnesorganen der Aktinien, auf den Tentakeln. Sie kommen aber auch auf der Mundscheibe, auf den Septen- und den Akontien vor. Die motorischen Nervenfasern endigen an den kontraktilen Fortsätzen der Neuromuskelzellen mit einer motorischen Endplatte. Die sekretorischen Nervenfasern endigen an den Drüsen- und Nesselkapselzellen mit perizellulären Geflechten. Der primitive Zustand des Nervensystems, wie er sich hier zeigt, hat sich nach Wolff am Nervensystem der höheren Tiere noch erhalten im Auerbachschen und Meißnerschen Plexus der Darmsubmucosa und im Leontowischschen Plexus des Epidermis.

Über den Bau des Nervensystems der Turbellarien (Strudelwürmer) berichtet H. Sabussow außerdem, was schon S. 42 erwähnt wurde, noch folgendes (vergl. dazu Fig. 26):

Auf Querschnitten zeigt der ventrale Längsstamm einen spongiösen, netzartigen oder maschigen Bau. Das Netz besteht aus Fasern von ungleicher Dicke, welche sich gegenseitig durchflechten und verschieden weite Maschen bilden. Jede der größeren Maschen ist meist von einer Menge feiner quergeschnittener Fasern erfüllt. Nur diese Fasern sind von nervöser Natur, indem die erwähnten netzartigen Bildungen ein gliöses Gerüst (mit Gliazellen) des Stammes darstellen. Zwischen den feinen Nervenfasern der Längsstämme liegen Nervenzellen. Die meisten Nervenzellen sind bipolar und ihre Fortsätze ziehen parallel der Achse des Stammes. Die multipolaren Zellen

sind weniger zahlreich und liegen vorzugsweise an den Stellen, wo die Seitennerven oder die Kommissuren abgehen.

Den einfachsten Bau hat das Gehirn bei Planaria angarensis. Auf Frontalschnitten erscheinen von unten zuerst zwei gesonderte Ganglien, welche nach den Seiten des Kopfendes ziemlich zahlreiche Nerven absenden. Wie die Ganglien selbst, so sind auch die Nerven an der Oberfläche von zahlreichen Nervenzellen bedeckt. Die Zellen sind bipolar oder multipolar. Auf folgenden Schnitten erscheinen zahlreiche, dünne, die Ganglien verbindende Kommissuren. Die Ganglien wachsen in die Breite, gehen weiter nach hinten und setzen sich in die ventralen Längsstämme fort. Weiter nach oben nähern sich die Kommissuren einander und bilden eine einzige bogenförmige Kommissur. Dem Abnehmen der Gehirnkommissur nach oben entsprechend werden dort auch die Gehirnganglien kleiner. Im Gehirn von Planaria besteht kein scharfer Unterschied zwischen den motorischen und sensorischen Ganglien.

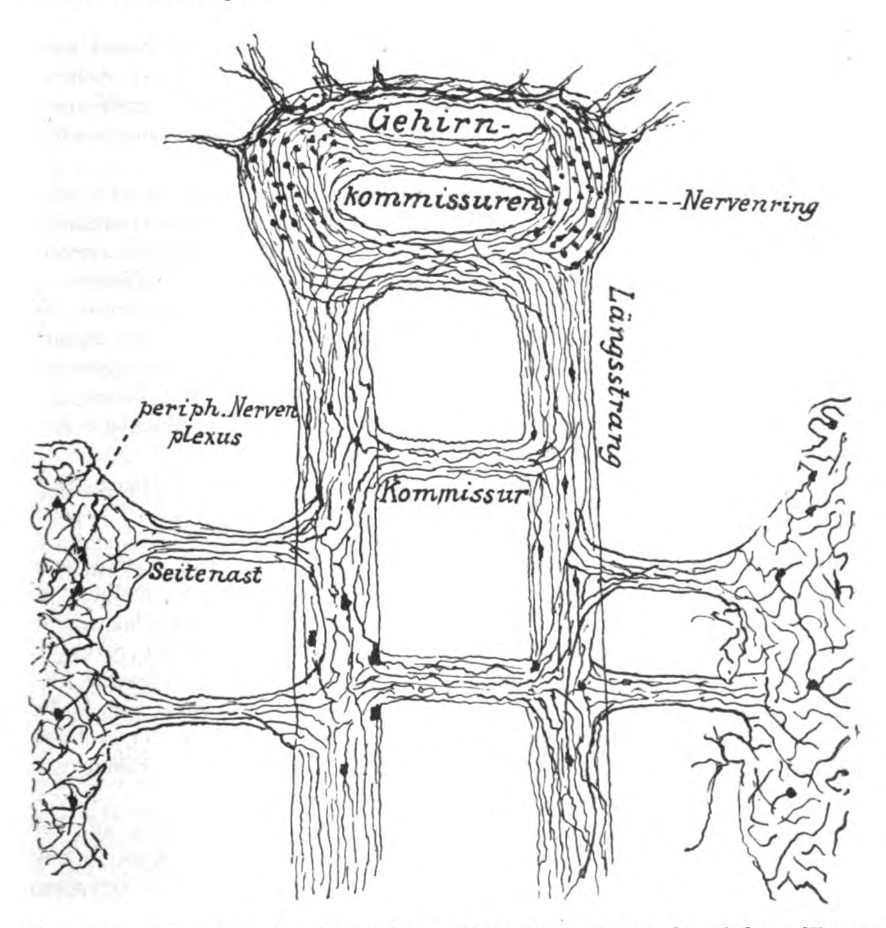


Fig. 26. Feinerer Bau des Nervenrings und der Längsstränge der niederen Würmer. Schematische Skizze nach Beschreibungen von Sabussow und Goldschmidt entworfen.

Bei den Gattungen Sorocelis und Rimacephalus ist das Gehirn aus zwei Ganglienpaaren zusammengesetzt. Das untere Ganglienpaar kann als ein motorisches bezeichnet werden. Diese Ganglien sind durch eine sehr starke oder mehrere dünne Kommissuren verbunden. Die sensorische Kommissur befindet sich über und vor der motorischen. Von den oberen sensorischen Ganglien gehen zahlreiche Sinnesnerven, darunter die optischen, aus, während der motorische Gehirnteil die beiden ventralen Längsstämme nach hinten entsendet. Das gliöse Gerüst im Gehirn ist von feinen Fasern und Gliazellen gebildet. Die Nervenelemente befinden sich in den Hohlräumen des Gerüstes und an der Oberfläche des Gehirns. Auf der Oberfläche des Gehirns liegen die Zellen vorzugsweise in den sensorischen Teilen.

Der Nervenplexus gelangt meist zu keiner besonders starken Ausbildung mit Ausnahme von Sorocelis tigrina, wo er eine ziemlich mächtige Entfaltung erreicht. Bei Sorocelis nigra fasciata besteht der Nervenplexus aus einem Geflecht von dünnen, zwischen den Ring- und Längsfasern des Hautmuskelschlauches hinziehenden Nerven. Diese Nerven gehen entweder direkt von den ventralen Längsstämmen oder von den Kommissuren und den Seitennerven aus. Als histologische Elemente des Nervenplexus erscheinen bipolare oder seltener multipolare Zellen, die von letzteren abgehenden Fasern und ein gliöses Stützgewebe.

Bei den nicht segmentierten Würmern, sagt Rádl, erscheint zum ersten Male in der Tierreihe der Gegensatz zwischen zentralem und peripherem Nervensystem, obwohl nur in grober Ausführung; das erstere tritt als ein Gehirnganglion auf, d. h. als eine Anhäufung von Ganglienzellen und von Nervennetz, die letzteren als Nervenstränge, welche vom Gehirn zu verschiedenen Organen führen; doch stellen diese Stränge noch keine eigentlichen „Nerven“, wie wir sie von den Wirbeltieren kennen, dar, keine parallel verlaufenden Faserbündel, sondern sie sind mehr einem in die Länge gezogenen Gehirnganglion vergleichbar; sie enthalten nämlich dieselben Bestandteile wie dieses, Ganglienzellen und ein feines Nervennetz.

Eine recht eingehende Schilderung vom Nervenring bei Ascaris megalocephala gibt R. Goldschmidt:

Der Nervenring ist ausgefüllt von einer großen Zahl von Fasern verschiedenster Größe, Form und Struktur. Zwischen den Fasern findet sich keinerlei Bindegewebe außer einer sehr dünnen Gliascheide. Im allgemeinen lassen sich enger zusammengehörige Fasergruppen von ähnlicher Struktur unterscheiden. Was die Lage der Nervenfasern innerhalb des Ringes anbetrifft, so ist sie oft auf große Strecken hin festgelegt. So findet sich z. B. in der ventralen Region eine Gruppe kleinerer Fasern, die von der rechten Seite nach der linken unverästelt durchlaufen und dabei stets dicht zusammengedrängt den vordersten Rand des Ringes einnehmen.

Bekanntlich nimmt auch der Nervenring bei den Nematoden an der Muskelinnervierung Anteil, indem die ihm zunächst liegenden Muskelzellen ihre Innervierungsfortsätze zum Ring schicken und sich ihm in Gruppen zwischen den Abgangsstellen des Nerven anlegen. Bei den Nematoden, meint Goldschmidt, kommt der Muskel zum Nerv und nicht umgekehrt. Dieser Ansicht huldigen andere Autoren auch (s. die Arbeit von

M. Wolff). An diesen Stellen treten dann einzelne Fasern des Ringes zu seinem Hinterrand, und indem dort die den Ring umhüllende Scheide unterbrochen ist, kann die Vereinigung mit den Muskelfortsätzen stattfinden.

Charakteristisch für die Fasern des Ringes ist, daß sie durch feine Seitenäste miteinander verbunden sind. Es sind unter den verfolgbaren Fasern kaum solche zu treffen, die auf größere Strecke glatt verlaufen, ohne irgendwelche Brücken zu zeigen. Diese Querverbindungen sind nicht regelmäßig über den Ring verteilt, sondern sie treten stets stellenweise dicht gedrängt in großer Zahl auf. Eine zweite Art von Verbindungen zwischen den Komponenten des Nervenringes stellen die feinen Verästelungen dar, die der Punktsubstanz entsprechen. Teils spalten sich die Fasern dichotomisch, teils vereinigen sie sich zu einer dicken Masse, die nach allen Seiten Fasern und Verbindungen entsendet, um sich dann wieder in verschiedene Fasern aufzusplittern. Es handelt sich hier nicht um eingeschaltete Zellen, sondern ausschließlich um eine stark verdichtete Kommunikationsstelle vieler Fasern, um eine Art Umschaltungsstation. Der Nervenring hat demnach den Charakter eines Plexus, insofern das Wesen eines Netzes, das alles in letzter Linie mit allem zusammenhängt, gegeben ist. Der Plexus ist aber weder regellos noch diffus, sondern es treten ganz bestimmte nach Länge, Volumen, Herkunft und Lokalisation festgelegte Bestandteile miteinander in bestimmte Verbindungen, aus denen sich an bestimmten Stellen bestimmte Einzelfasern zum Austritt ablösen oder von außen eintreten.

Die Sinneszellen (resp. Sinnesganglienzellen), also alle sensiblen Elemente senden ihren zentralen Fortsatz direkt oder auf Umwegen in den Nervenring. Die Assoziationselemente sind der Maßstab für die Höhe eines Nervensystems, dessen reichere Reflexmöglichkeiten hauptsächlich auf ihrer Anwesenheit beruhen. Ein Blick auf den Bauplan des Ascaris-Nervensystems und der Muskulatur zeigt, daß hier nur so wenige Koordinationen in Betracht kommen, daß ihnen auch keine komplizierte morphologische Grundlage nottut. Sechs motorische Längsnerven des Hautmuskelschlauches müssen zusammenarbeiten und maximal mit 19 Paar symmetrischer Sinneszellen in Reflexverbindung stehen. Dazu kommt noch die Verbindung mit dem durch eigene Gangliensysteme relativ selbständigen Hintertier, vermittelt durch im ganzen zehn Fasern. Wenn man dazu noch die charakteristische Eigenschaft der Nematoden, kleine Zahl bei bedeutender Größe der Zellen, nimmt, so wird man nicht weiter erstaunt sein, nur wenige Elemente zu finden, die mit Sicherheit als Assoziationszellen angesprochen werden können.

Die Assoziationsbedürfnisse sind nach Ansicht des Autors folgende: 1. Die sensiblen Zentren des Hinterendes, die im wesentlichen im Dienste des Begattungsaktes (beim ♂) stehen, bedürfen einer Verbindung mit den Zentralorganen des Kopfes. 2. Auch die motorischen Zentren des Hinterendes bedürfen einer derartigen Möglichkeit der Koordination mit den Kopfganglien. 3. Die sechs motorischen Hauptlängsnerven, deren Tätigkeit die Längsmuskulatur zu Kontraktionen veranlaßt, die die typischen Wurmbewegungen bewirken, benötigen eine die Koordination ihrer Tätigkeit gewährleistende Einrichtung. Sie muß aber eine mehrfache sein, nämlich Koordination des ganzen Innervierungsgebietes (Schlängeln), Koordination bestimmter Ab-

schnitte (Pendelbewegungen eines Körperabschnittes). Koordination eines oder mehrerer Querschnitte (Bohrbewegung).

Eine bestimmte Assoziationszelle, deren zentrale Fasern von einer Seite in den Ring tritt, überschreitet die Mittellinie und beginnt erst dann einige Seitenäste abzugeben. Diese Assoziationszelle stellt also die Verbindung zwischen den sensiblen Zentren des Hinterendes des Tieres und den dorsalen Teilen des Zentralorganes der gekreuzten Seite dar. Die wichtigsten Assoziationszellen liegen innerhalb des Nervenringes und repräsentieren die Elemente für die zweite und den Hauptteil der dritten Funktion, soweit sie vom Zentralorgan geleitet werden. Sie gehören funktionell paarweise zusammen, indem die beiden lateralen ihr Verzweigungsgebiet vollständig auf das Innere des Nervenringes beschränken, während die dorsale wie die ventrale je eine kräftige Nervenfaser in den Rücken- bzw. Bauchnerv nach hinten schicken. Goldschmidt glaubt, daß diese Fasern die Verbindung zu den wichtigen motorischen Zentren des Hintertieres herstellen. Die dorsale und ventrale vermitteln nur relativ wenige Verbindungen, während die lateralen ein ganz außerordentliches Maß von Verästelung erreichen und allein die Verbindung zwischen so vielen Elementen herstellen, daß man annehmen darf, daß sie schließlich eine Umschaltestation darstellen, durch deren Vermittlung jeder Punkt des gesamten Netzes von jedem anderen angesprochen werden kann. Bei der Art der Innervierung der Ascaris-Muskulatur, indem die einzelnen den Längsnerv zusammensetzenden Fasern in verschiedenen Querschnittsebenen ihre Innervierungspunkte haben, läßt es sich sehr wohl vorstellen, daß die Koordination bestimmter Abschnitte für die Pendelbewegungen, ebenso wie die innerhalb eines Querschnittes für die Bohrbewegung, allein durch die Verbindungen des zentralen Assoziationssystems erreicht wird. Es scheint aber, daß für diese Funktionen noch besondere Assoziationselemente vorhanden sind. Als solches faßt der Autor diejenigen auf, welche dem Bauchnerv in seiner ganzen Länge eingelagert sind.

Im Nervenring herrscht zwischen sämtlichen Elementen auch ohne Vermittlung des Neuropils direkt oder indirekt vollständige (plasmatische) Kontinuität. Im Zentralnervensystem von Ascaris sind genau 162 Ganglienzellen vorhanden. Ascaris ist ein Tier, das sich dadurch auszeichnet, daß sein Wachstum im wesentlichen nicht durch Zellvermehrung, sondern Zellwachstum erfolgt, so daß das ausgewachsene Tier in seinen meisten Geweben genau ebensoviel Zellen besitzt wie der reife Embryo.

Während die Arbeit von Goldschmidt einen gewissen Einblick in den Bau des Nervenringes gewährt, ermöglicht eine Arbeit von Deineka einen solchen in die Verbindungen der sensiblen und motorischen Nerven bei Ascaris (s. Fig. 27):

An sämtliche Sinnespapillen des gesamten Körpers von Ascaris treten zwei verschiedene Nervenfasern, von zwei verschiedenen Nervenzellen abstammend, heran. Daneika unterscheidet sie als solche erster und zweiter Art. Die Nervenzellen erster Art stellen bi- oder multipolare Nervenzellen mit zwei langen Nervenfortsätzen, einem peripherischen und einem zentralen, dar. Der peripherische Fortsatz verläuft zu einem der sensiblen Endapparate der Haut (Papille), in welchem er sich in ein Netz feinster Nervenfasern

verzweigt, und mit seinem Endabschnitt in Gemeinschaft mit der Faser zweiter Art in den Bestand eines feinen Stiftes, in dem jede Papille endigt, eingeht. Auf seinem Gesamtverlauf weist der peripherische Fortsatz verzweigte und unverzweigte, verhältnismäßig kurze Seitenverästelungen auf, welche in kleinen Nervenplättchen teilweise zwischen den Muskelzellen, teilweise auf letzteren an der Berührungsstelle derselben mit der Subcuticula, teilweise in letzterer endigen. Der zentrale Fortsatz ist etwas länger und dicker als der peripherische; derselbe verläuft entweder zum Schlundring oder zum Bauchnervenstrang oder zum Analganglion, je nach der Lagerung der sensiblen Nervenzellen erster Art, im Körper des Tieres. In allen drei Fällen vereinigen sich die zentralen Fortsätze vieler Nerven-

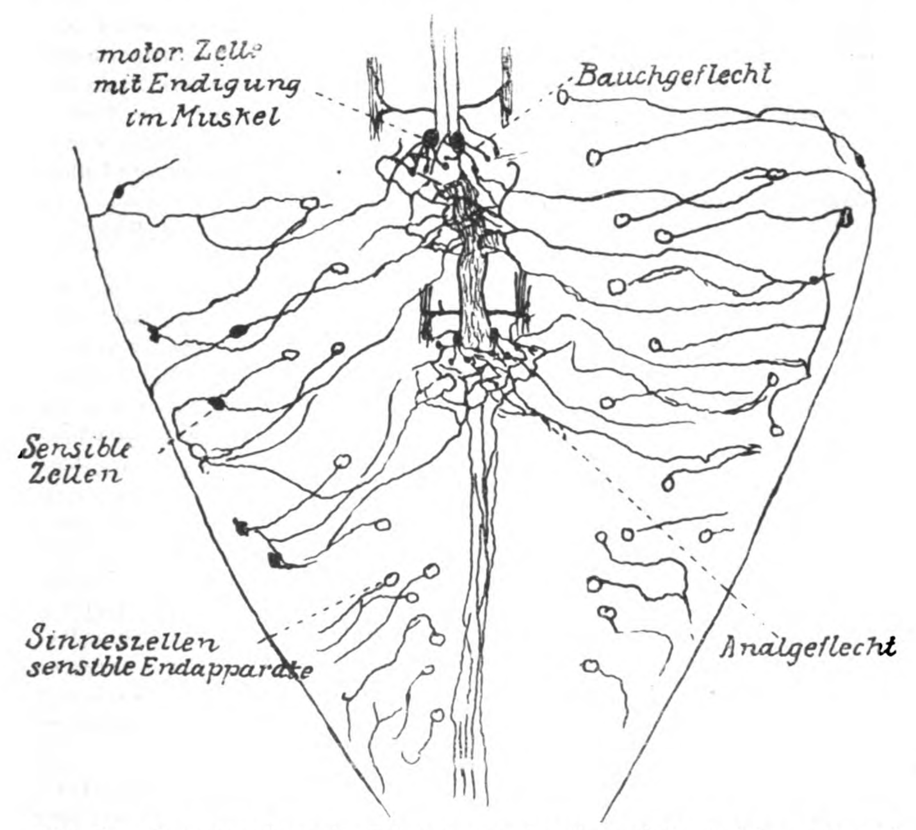


Fig. 27. Nervenverteilung im Schwanz von Ascaris nach Daneika, aus zwei Zeichnungen kombiniert.

zellen erster Art miteinander und bilden ein dichtes netzförmiges Geflecht, ein Kopfgeflecht im Gebiete des Schlundringes, ein Bauchgeflecht im Gebiete des Bauchstranges und ein Analgeflecht im Analganglion. Die feinsten Ästchen dieser Geflechte anastomosieren miteinander. Häufig anastomosieren die zentralen Fortsätze verschiedener sensibler Zellen erster Art miteinander noch vor deren Eintritt in das netzförmige Geflecht. Auf

dem Gesamtverlauf, hauptsächlich jedoch näher zur Nervenzelle, gibt der zentrale Fortsatz kurze verzweigte und unverzweigte Seitenäste ab, welche in kleinen Plättchen auf den Muskeln und zwischen den Muskelzellen endigen. Von dem zentralen Fortsatz geht häufig ein langer Seitenast ab, welcher zu einer Papille verläuft und dort sich wie ein peripherischer Fortsatz verhält, d. h. ein Netz bildet, in den Bestand des Stiftes eingeht usw. Der zentrale Fortsatz entspringt bald von der Zelle selbst, bald von dem peripherischen Fortsatz in beträchtlicher Entfernung von der Zelle, bald von einem kurzen Fortsatz der Zelle. Außer einem peripherischen und einem zentralen Fortsatz hat die sensible Zelle erster Art häufig noch viele andere Fortsätze, welche jedoch stets kurz sind, sich selten verzweigen und in unmittelbarer Nähe der Zelle in recht großen keulenförmigen Verbreiterungen, bald in der Subcuticula, bald in den Muskeln endigen. Einige sensible Zellen erster Art anastomosieren häufig vermittels eines der kurzen Fortsätze. Längs dieser Anastomosen verlaufen die Neurofibrillen einer Zelle in eine andere. In allen Fortsätzen der sensiblen Zellen erster Art treten sehr deutlich die Neurofibrillen hervor, welche in Gestalt eines Bündels feiner wellenförmiger, durch eine dünne Schicht perifibrillärer Substanz voneinander getrennter Fäden verlaufen. In der Zelle verzweigen sich die Neurofibrillen und bilden ein dichtes in allen Teilen der Zelle gleichmäßiges Netz, in dessen Mitte der Kern liegt.

Die sensiblen Zellen zweiter Art weisen gewöhnlich einen langen Nervenfortsatz und eine große Zahl kurzer, in nächster Nähe der Zelle stark verästelter Dendriten auf. Der Nervenfortsatz verläuft zu einem sensiblen Endapparat der Haut (Papille) und stellt somit den peripherischen Fortsatz der Zelle dar. An der Basis der Papille gibt er keulenförmige Sprossen ab und bildet in der Papille selbst ein mächtiges Netz feinster Nervenästchen, welche die Hauptmasse der Papille bildet. Der Endabschnitt des Fortsatzes beteiligt sich zusammen mit der Faser erster Art an der Bildung des feinen Stiftes. Die Dendriten entspringen entweder unmittelbar aus der Zelle oder beginnen in einem gemeinsamen Stamm, welcher sich alsbald in eine große Zahl von Ästchen verzweigt, von denen jedes in einer kleinen Anschwellung entweder auf den Muskeln oder in der Subcuticula endigt. Die Mehrzahl der sensiblen Zellen zweiter Art ist durch ihre Dendriten miteinander verbunden, welche sich hierbei mit ihren feinsten Verzweigungen untereinander verflechten. Sowohl in dem Nervenfortsatz als auch in den Dendriten verlaufen bündelartig Neurofibrillen. In der Zelle selbst bilden sie ein intrazelluläres Netz, ein anderer Teil der Fibrillen zieht durch die Zelle hindurch.

Die motorischen Zellen von Ascaris sind nur mit den zentralen Fortsätzen der sensiblen Zellen erster Art verbunden. Der zentrale Fortsatz einer jeden sensiblen Zelle erster Art verschmilzt zunächst mit seinen Endverzweigungen mit ebensolchen Verzweigungen der zentralen Fortsätze anderer sensibler Zellen erster Art. Das Produkt dieser Vereinigung tritt nun in Verbindung mit verschiedenen Teilen der motorischen Zellen, und zwar nicht einer, sondern mehrerer. Das Produkt der Verschmelzung der Endabschnitte der zentralen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art stellt sich, wie beschrieben wurde, als ein dichtes netzförmiges Nervengeflecht dar (Kopf-, Bauch- und Analgeflecht). *Diese Geflechte stellen die Verbindung zwischen den verschiedenen Gruppen der*

sensiblen und motorischen Zellen dar. Andrerseits ist auch jede motorische Zelle nicht mit einer, sondern gewöhnlich mit mehreren Muskelzellen verbunden, welchen sie die reichlichen in Endapparaten endigenden Verzweigungen ihrer Fortsätze zusendet. Die Kette des Nerven-Muskelapparates von Ascaris schließt somit ganze Abschnitte des Nervensystems in sich ein. Ihrer Größe nach verdienen die motorischen Zellen von Ascaris vollkommen die Bezeichnung „Riesenzellen", da sie nicht nur um das Mehrfache die sensiblen Zellen beider Art an Größe übertreffen, sondern überhaupt den größten Nervenzellen der Wirbellosen zugerechnet werden müssen. Ungemein dick sind auch die motorischen Nervenendigungen. Die Dendritenverzweigungen endigen bald in keulenförmigen Anschwellungen, welche von den Ästchen der sensiblen Geflechte umsponnen werden, bald in feinsten Verzweigungen, welche sich sowohl untereinander als auch mit den sensiblen Geflechten verflechten. Auch in den motorischen Zellen ist ein rechtes dichtes Fibrillennetz vorhanden. Daneika unterscheidet vier Typen von motorischen Zellen je nach der Zahl und dem Charakter der Fortsätze. Sie sind im Analganglion, im Schlundringe, im Bauch-, Rücken- und in den Seitensträngen gelegen.

Aus den zahlreichen Untersuchungen über den Bau des Zentralnervensystems der Anneliden wähle ich diejenige von Krawany heraus, weil es sich um eine neuere sehr eingehende exakte Studie handelt. Er beschreibt das Zentralnervensystem des Regenwurms folgendermaßen:

In jedem Ganglion des Bauchmarks sind zwei mächtige seitliche Fasersäulen und eine schwache mittlere zu unterscheiden. Erstere werden lateral, ventral und medial von Ganglienzellen umgeben, welche bi- oder multipolar sind. Die seitlichen Fasersäulen, in welchen sowohl die stark verästelten Dendriten der Ganglienzellen als auch deren Axone mit den zahlreichen Kollateralen und schließlich die sensiblen Fasern verlaufen, sind daher innerhalb eines Ganglions als die Region des Neuropils aufzufassen. Die Ganglienzellen der beiden Seiten verhalten sich in bezug auf ihre Lage und den Verlauf ihrer Fortsätze streng symmetrisch. Es kommen sowohl motorische als auch Schaltzellen vor. Von den motorischen fand Krawany nur solche, deren Axon durch einen Nerven desselben Ganglion austritt. Unter beiden Zellarten gibt es solche, welche mit ihrem Axon auf derselben Seite des Ganglions bleiben, und solche, welche mit den Axonen überkreuzen und dadurch die beiden Hälften zueinander in Beziehung bringen (Fig. 28). Der mittlere Faserstrang enthält Axone lateraler (vielleicht auch medialer) Zellen und ist dadurch mit der übrigen Fasermasse verbunden. Die Kolossalfasern, über welche nur spärliche Beobachtungen zu machen waren, bilden in jedem Ganglion Anastomosen und geben Äste ab. Die sensiblen Fasern resp. deren zwei Äste geben in der Regel wiederholt Äste ab. Unter der Hülle des Bauchmarkes befindet sich ein dichter Plexus von feinen Fasern, welche sich oft untereinander verbinden, zu Zellen resp. deren Fortsätze und zu sensiblen Fasern in Beziehung stehen und teilweise durch Nerven austreten.

Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei Polychäten, Hirudineen und Krustazeen, wie sie von Retzius, Rohde, Apathy, Bethe festgestellt wurden, läßt nach Ansicht des Autors eine Übereinstimmung in den

Hauptpunkten erkennen. Um eine Fasermasse liegen die Ganglienzellen, deren Fortsätze zum Teil im Bauchmark verbleiben (Schaltzellen), zum Teil aus demselben austreten (motorische Zellen). Unter beiden gibt es solche, welche überkreuzen. Die Ganglien sind überall symmetrisch gebaut. Von der Peripherie treten sensible Fasern ein, welche sich Y-förmig aufteilen und deren Äste sich mehr oder minder stark verästeln. Die Verschiedenheiten

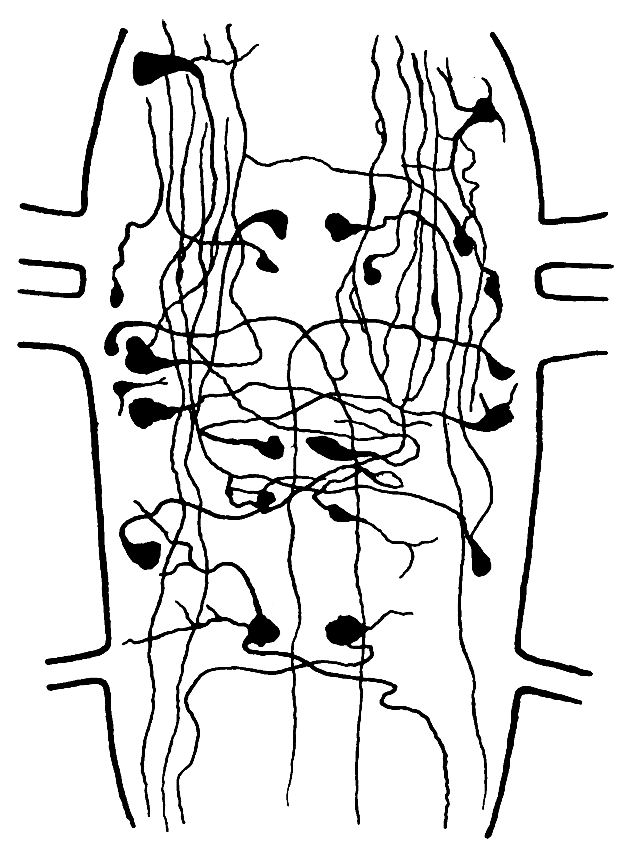


Fig. 28. Symmetrische Lagerung der Binnenzellen und Verlauf ihrer Fortsätze in einem Ganglion des Regenwurmes.
Nach J. Krawany.

beziehen sich auf die Anordnung der Ganglien, Zahl und Verteilung der abgehenden Nerven und der damit zusammenhängenden speziellen Gruppierung der Ganglienzellen, ferner auf Durchschnittsgröße und Form der Zellen.

Es gelang dem Autor, eine große Zahl derjenigen Elemente, welche in den Bauchmarkganglien gefunden, im Unterschlundganglion in einer Anordnung nachzuweisen, so daß man mit Sicherheit die Verschmelzung des Subösophagealganglions aus zwei Bauchganglien annehmen kann. Es gehen vom Unterschlundganglion sechs Nervenpaare ab, von welchen das 2. und 3. und das 5. und 6. einander sehr genähert sind und daher dem Doppelnerven entsprechen, während das 1. und 4. Paar dem einfachen Nerven gleichzustellen

ist. Demgemäß ist auch die Ganglienmasse in einen vorderen und einen hinteren Teil gegliedert. Beide Teile entsprechen je einem Ganglion. Besonders das hintere Teilganglion zeigt den typischen Bau, während in der vordersten Region des ersten Teilganglions Elemente hinzutreten, welche Krawany für Eigentümlichkeiten des Unterschlundganglions hält. Darunter sind Elemente, welche die Verbindung zwischen Bauchmark und Gehirn herstellen. Ganz vorn im Unterschlundganglion erhielt Krawany von der großen Masse der daselbst ventral gelegenen Zellen in der Mitte 4 gefärbt, deren Axone aufsteigen und überkreuzen, jedoch nicht weiter zu verfolgen waren. Da der Autor an anderen Präparaten zahlreiche Fasern aus der Schlundkommissur eintreten und in dieser Region überkreuzen sah, vermutet er, daß die vorliegenden Fortsätze einen ähnlichen Verlauf haben. Die motorischen Fasern des vom Gehirn an die Körperspitze abgehenden Doppelnerven ziehen, ohne mit dem Zerebralganglion in Beziehung zu treten, in die Schlundkommissur gegen das Unterschlundganglion. Dieses erweist sich also als das motorische Zentrum der vordersten Segmente.

Durch die Gehirnnerven treten zahllose sensible Fasern, durch die Schlundkommissur Axone von Schaltzellen des Bauchmarks in das Gehirn ein. Dieselben lösen sich entweder auf der Eintrittsseite oder nach Gabelung der eintretenden Fasern in 2 Äste auf beiden Seiten in Endverästelungen auf. Die kleinen Zerebralzellen, deren Axone alle in der hinteren Querkommissur überkreuzen, um dann in das Neuropil einzutreten, stellen wahrscheinlich den eigentlichen Zentralapparat dar. Von den großen Zellen verbinden die Binnenzellen im engeren Sinne bestimmte Bezirke des Gehirns miteinander. Andere senden ihre Fortsätze durch den Schlundring in das Unterschlundganglion und verbinden so im Vereine mit den Schaltzellen des Bauchmarkes dieses mit dem Gehirne. Motorische Zellen hat Krawany im Gehirn nicht gefunden.

Indem der Autor die morphologischen Verhältnisse mit Rücksicht auf die wahrscheinliche physiologische Leistung zusammenfaßt, kommt er zu folgendem Ergebnis: Das Bauchmark einer Seite entsendet sowohl nach rechts wie nach links effektorische Axone. Die sensiblen, zentripetalen Nervenfasern scheinen auf derselben Seite zu verbleiben mit Ausnahme jener des oberflächlichen Plexus. Die Schaltzellen setzen die aufeinander folgenden Segmente des Bauchmarks miteinander in Beziehung, und zwar sowohl die Elemente der gleichen durch nicht überkreuzende, als auch die der Gegenseite durch überkreuzende Axone. Im sehr dichten Neuropil des Oberschlundganglions endigen Längsbahnen, welche vom Bauchmarke kommen und wahrscheinlich von Axonen von Schaltzellen und vielleicht auch aus solchen von sensiblen Zellen, bestehen, die auf zentripetalem Wege das Gehirn erreicht haben. In diesem Neuropil endigen auch jene sensiblen Fasern, welche direkt von der Peripherie in das Gehirn eintreten. Dieses Neuropil steht ferner noch in Verbindung mit dem zentralen Ganglienapparat des Gehirns, der vor allem aus der sehr großen Zahl der kleinen Rindenzellen besteht, deren Fasern merkwürdigerweise durchwegs überkreuzen (Fig. 29). Bevor sie in das Neuropil eintreten. Eine sekundäre Rolle scheinen die großen Beziehungszellen des Gehirnes zu spielen.

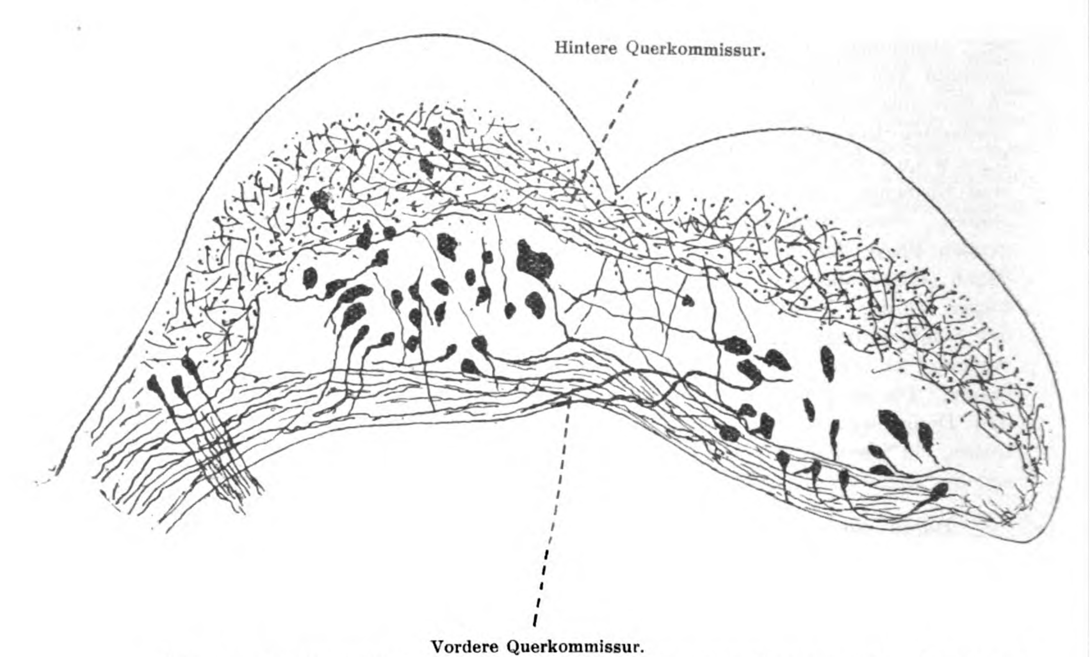


Fig. 29. **Durchschnitt durch das Zerebralganglion des Regenwurms. Lagerung der Binnenzellen und Verlauf ihrer Fortsätze. Nach J. Krawany.**

Zur Illustration der kreuzenden Fasern in den Ganglien der Anneliden gebe ich noch Abbildungen von v. Lenhossek (Fig. 30) und von Boule (Fig. 31) aus den Bauchganglien vom Regenwurm.

Retzius fand bei Lumbricinen, daß die Fortsätze der motorischen Zellen entweder in dem nämlichen Ganglion, in welchem die Zelle liegt, und zwar entweder auf derselben wie die Zelle oder auf der anderen, oder aber erst im nächstfolgenden Ganglion durch einen Nerven austreten. Ferner fand er, daß sich die sensiblen Fasern oft dichotomisch verzweigen und daß die Verzweigungen die Mittellinie überschreiten.

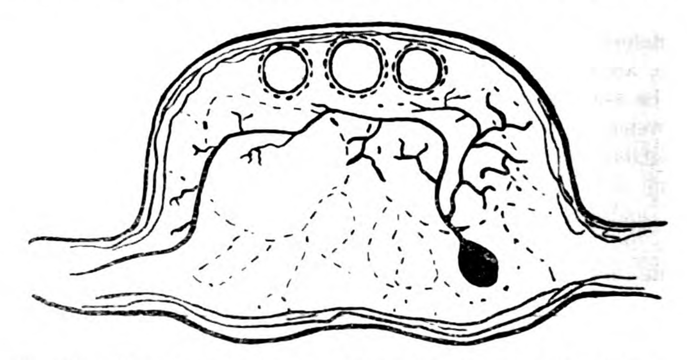


Fig. 30. Unipolare Zelle **aus einem** Ganglion von Lumbricus. Nach v. Lenhossek.

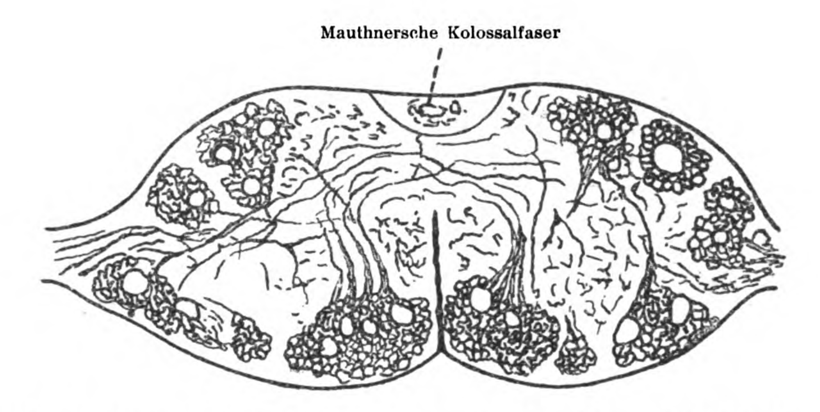


Fig. 31. Querschnitt aus dem Bauchstrang von Lumbricus. Nach Boule.

Über den Faserverlauf im Zentralnervensystem der Arthropoden besitzen wir Arbeiten von Retzius, Bethe, Kenyon, Haller, Bretschneider u. a. Ich führe hier nur die Ergebnisse von Haller und Bretschneider an. Letzterer Autor fußt stark auf den Untersuchungsresultaten der bedeutsamen Arbeit von Kenyon.

B. Haller, der das Zentralnervensystem des Skorpions und der Spinnen beschrieben hat, äußert sich darüber folgendermaßen: Der Bau des Bauchmarks der Spinne, sowie auch des Skorpions entspricht im wesentlichen dem Verhalten am Bauchmark des Käfers und auch des Regenwurms, d. h. ventralwärts liegt eine hohe Ganglienzellage, dorsal liegen aber nur spärliche Ganglienzellen. In der Ganglienzellage des Bauchmarks befinden sich kleine bis sehr große Nervenzellen. Die großen Zellen fallen auch durch ihre blasse Färbung auf. Die größten Zellen liegen in jedem Ganglion in einer medianen und lateralen Gruppe und dienen peripheren Fasern zum Ursprung. Aus der lateralen Gruppe treten Fasern direkt in die Nervenwurzel, es sind also ungekreuzte. Doch kann diese Zellgruppe auch gekreuzte Fasern für die andere Körperhälfte abgeben. Die innere Gruppe der großen Ganglienzellen gibt nur gekreuzte Fasern ab, gleichgültig, ob diese zuvor zu Längsfasern werden oder nicht. Im dorsalen Teil des Ganglions lösen sich die Fasern der Nervenwurzeln auf, weshalb diese Teile als sensorische betrachtet werden können. Diese Auflösung geschieht sowohl auf derselben, wie nach Passieren der dorsalen Kommissur auf der gekreuzten Seite. Haller fand Längsfasern aus dem (vorderen) Ganglion der Chelizeren entspringend, welche das genannte Bauchmark durchsetzen und in jedes Ganglion einen Nervenfortsatz abgeben. Hier handelt es sich um lange Bahnen, die alle Ganglien mit dem ersten in Zusammenhang setzen. Solche Verbindungen können aus allen Ganglien abgehen.

Die Spinne besitzt wie die anderen Arthropoden in jeder Zerebralganglionhälfte je zwei Globuli, einen vorderen und einen hinteren (Fig. 32). Infolge ihrer viel mächtigeren Entfaltung als bei dem Skorpion nehmen diese Intelligenzsphären mehr Platz ein als dort und sind in die vordere bzw. hintere

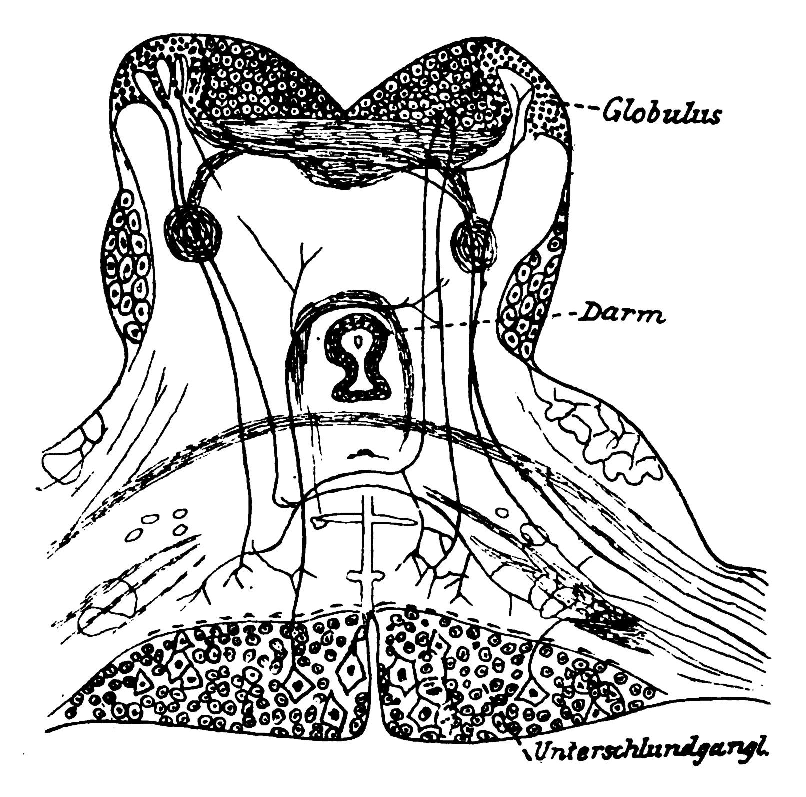


Fig. 32. Querschnitt durch Ober- und Unterschlundganglion von Epeira diadema (Kreuzspinne). Nach B. Haller.

Ecke des Ganglions verschoben. Alles dies sind die Folgen höherer Entfaltung als bei dem Skorpion. Denn erreichen die Globuli der Spinne auch lange nicht jenen hohen Grad als bei den Hymenopteren, geschweige denn bei Limulus, so stehen sie doch etwa auf jener Stufe der Orthopteren und haben sich somit von der niederen Stufe der Entfaltung der Myriapoden und Skorpione entfernt.

Aus dem Stiel, d. h. der Fasermasse des Globulus treten Fasern in das Schlundkommissurbündel, die entweder auf derselben Seitenhälfte im Bauchmark oder durch die Bauchkommissur hindurchziehend an gleicher Stelle der anderen Seite enden. Andrerseits kommen kollaterale Äste sensibler peripherer Nervenfasern bis in den gleichseitigen Stiel und geraten mit diesem entweder in den gleichseitigen Globulus oder treten durch eine dorsalwärtige sehr geringe Kommissur unter der Ganglienzellschicht der dorsalen Zerebralganglienseite hinüber in den andersseitigen Globulus. Durch diese Kommissur treten aber auch Fasern aus dem andersseitigen Globulus in den betreffenden Globulus.

Die pilzförmigen Körper (Globuli) im Gehirn der Insekten entwickeln sich nach Haller und Bretschneider aus kleinen Anfängen zu großer Entfaltung. Sie können sogar, wie aus Untersuchungen von Jonescu hervorgeht, bei einer und derselben Spezies verschieden sein (Arbeitsbiene.

Drohne, Königin). Sie werden als der wichtigste Teil des Gehirns angesehen. Schon Dujardin, der Entdecker dieser Körper, sprach sie als „Organe der Intelligenz" an, weil er ihren gewundenen Bau mit den Windungen des Großhirns der Wirbeltiere verglich. Ihre genauere Untersuchung durch zahlreiche Forscher, besonders durch Haller, hat diese Ansicht gefestigt. In den Zentralkörpern des Gehirns sammeln sich eine große Masse von Fasern. F. Bretschneider hält den Zentralkörper für ein primäres Reflexzentrum oder ein Assoziationszentrum erster Stufe. Diesem stehen die pilzförmigen Körper als Assoziationszentrum zweiter Stufe gegenüber. Sie sind der Sitz der komplizierten und der geistigen Fähigkeiten, vor allem des Gedächtnisses.

Eine allgemeine Eigenschaft der Verbindungsfasern im Gehirn der Insekten ist nach Untersuchungen von Bretschneider, daß sie sich mit Vorliebe kreuzen, und daß meistens der Neurit von einer Hemisphäre in die andere übergeht.

Das sind in kurzen Auszügen die Verhältnisse des Faserverlaufes bei den Wirbellosen, soweit sie bisher festgestellt werden konnten. Zum Vergleich füge ich noch einiges über die Faserverhältnisse bei den niedersten Wirbeltieren hinzu, denn nur diese können als Übergangsbeispiele von der einen zur anderen Klasse herangezogen werden. Ergibt sich ein solcher natürlicher Übergang, dann bietet die Weiterentwicklung keine so großen Schwierigkeiten mehr.

Vom feineren Bau des Amphioxusrückenmarks besitzen wir einzelne Arbeiten von Heyman und van der Stricht, Retzius, Rhode, M. Wolff, v. Franz*) u. a.

Eine zusammenfassende Darstellung der Zell- und Faserverhältnisse im Amphioxusrückenmark findet sich in den großen Lehrbüchern von Gegenbaur und Ariens Kappers.

Das Rückenmark des Amphioxus besteht nach der Darstellung Gegenbaurs aus einem Faserstrang, welcher eine dünne Lage zentrale Apparate vorstellende Zellgebilde umschließt, und diese Schicht ist eine Oberflächenbildung, einem einschichtigen Epithel vergleichbar. Außer der Reihe der den Zentralkanal begrenzenden Nervenzellen finden sich bedeutend umfänglichere, welche wohl durch die Erlangung eines außerordentlichen Umfanges in den Zentralkanal selbst gerückt sind und denselben durchsetzen. Diese kolossalen oder Riesenzellen sind multipolar, ihr Nervenfortsatz geht in eine Riesenfaser über. Die Riesenfasern kreuzen sich auf ihrem Wege, wobei sie je in eine seitliche Hälfte des Rückenmarks gelangen.

Ariens Kappers erwähnt, daß es neben diesen gekreuzten Reflexbahnen bipolare Zellen gibt, welche nach vorn und hinten einen Ausläufer aussenden, und als kurze homolaterale Schaltneuronen (Strangzellen) zu deuten sind.

Nach Heyman und van der Stricht ist die Zellenanlage der dorsalen Würzelchen beim Amphioxus nicht ganglionär und es läßt sich keine Spur von Dorsalganglien an den Hirn- oder Spinalnerven finden. Die Homologa der Ganglienzellen erscheinen an Embryonen von 5 mm Länge im dorsalen Teile des Rückenmarks. Dieses Verhältnis erhält sich zeitlebens.

---

*) Es war mir leider nicht möglich, vor Abschluß vorliegender Arbeit die Originalarbeit von Franz zu erlangen.

Auf der anderen Seite hat Retzius spinalganglienähnliche Bildungen bei Daphniden beschrieben, die mehr peripherwärts gelagert sind.

M. Wolff fand im Rückenmark von Amphioxus einmal Anastomosen zwischen Ganglienzellen, die dicht am Zentralkanal gelegen, ihre Anastomosenbrücken sogar durch den Kanal von einer Hälfte zur anderen hinüberschicken und er fand außerdem kreuzende Verbindungen zwischen den eintretenden Hinterwurzelfasern einer Seite und den vorderen Wurzelfasern der anderen Seite.

Über das Rückenmark von Ammocoetes haben wir eine ausführliche Mitteilung von Kolmer. Er schildert die Verhältnisse folgendermaßen (s. Fig. 33): „Man findet auf der Ventralseite eine große Anzahl Y-förmiger Faserteilungen in allen möglichen Dickendimensionen, darunter

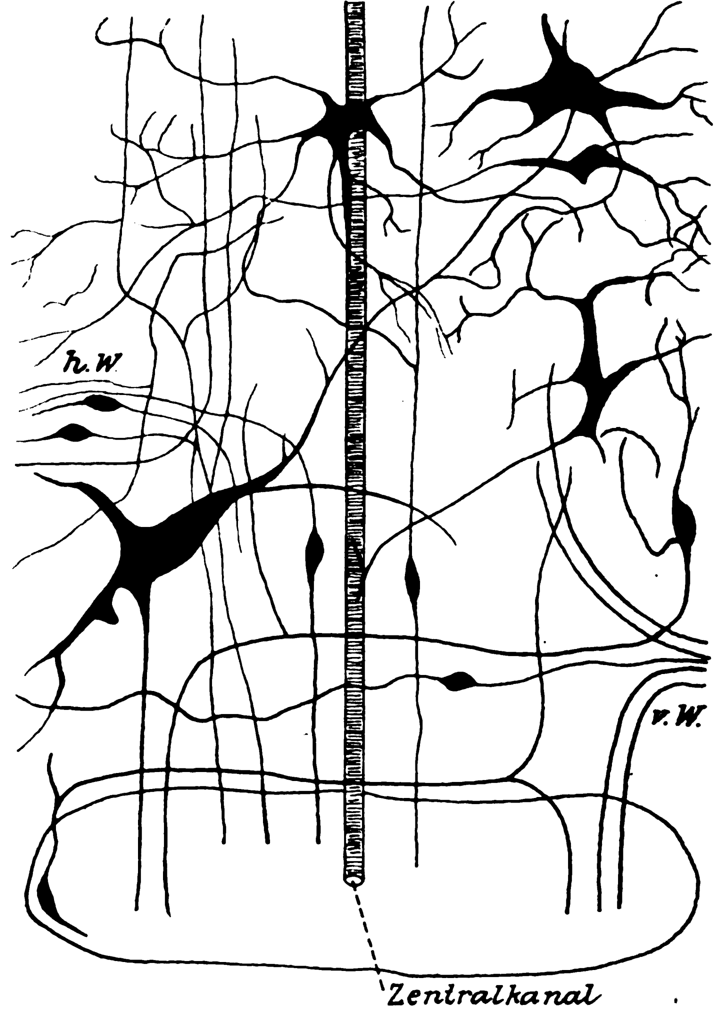


Fig. 33. Schema der Lagerungs- und Formverhältnisse der Nervenzellen und ihrer Fortsätze im Rückenmarke von Ammocoetes. Kombination aus verschiedenen Präparaten. Nach W. Kolmer.

auch einzelne sehr dicke. Die ungeteilte Faser verläuft transversal ziemlich oberflächlich und folgt auf ihrem Wege der ventralen schwachen Oberflächenkrümmung des Rückenmarks. Sie verjüngt sich einerseits gegen den Rand zu einem feinen, kaum mehr unterscheidbaren Faden, den ich einige Male in den Fortsatz einer Randzelle verfolgen konnte; auf der anderen Seite geht sie — nachdem sie *die Mittellinie überschritten hat* — in die Y-förmige Teilung über" — — „Da sich häufig viele Fasern dieses Typus zugleich färben und daher ihre Bogen sich gegenseitig *überkreuzen*, entsteht eine recht charakteristische Figur."

An der Peripherie des Rückenmarks liegt ein Netzwerk, in welchem sich anscheinend Fortsätze der verschiedensten Zellen und Endigungen von Fasern vereinigen. Ein ähnliches Netzwerk ist möglicherweise auch im Innern des Markes vorhanden. Das oberflächliche Netzwerk würde vielleicht einem Teil jener grauen Substanz entsprechen (Punktsubstanz oder Neuropil), welche man bei den Avertebraten findet.

Aus der Darstellung, die *Ariens Kappers* vom feineren Bau des Zyklostomenrückenmarks gibt, erwähne ich Folgendes: In dem peripheren (sog. marginalen) Geflechte des Rückenmarks findet also ein Übergang der sensiblen Reize auf die Dendriten der Schaltzellen und der motorischen Zellen statt. Der direkte Übergang von sensiblen Reizen auf den motorischen Zellkörper ist eine Ausnahme. Außerdem liegen auch hier meistens *gekreuzt* und *ungekreuzt* verlaufende sog. endogene Neurone zwischen den eintretenden und austretenden Reizen. Von diesen endogenen Fasern ist an erster Stelle eine Bahn zu erwähnen, welche wir bereits bei Amphioxus vorfanden, und welche wir hier und bei höheren Wirbeltieren als einen der *erstentstehenden Bestandteile* des Rückenmarks wiederfinden werden: das System der *ventralen Bogenfasern*, deren Ursprungszellen wir als Homologon der Kolossalzellen von Amphioxus betrachten müssen. Die Neuriten dieser Zellen *kreuzen* die ventrale Raphe und bilden dann T-förmige frontale und kaudale Teilungen. Diese Teilungen verlaufen in den Vorderseitenstrang und enden nach kürzerem oder längerem Verlaufe mit Kollateralen in dem peripheren Dendritennetz, teilweise um motorische oder Schaltzellen in den seitlichen Abschnitten der grauen Substanz. Eine Anzahl dieser Zellen dehnt aber ihr Dendritennetz noch hinter dem Zentralkanal entlang in die andere Hälfte des Markes aus, *Commissura protoplasmatica posterior*, und kann auch kontralaterale Reize aufnehmen. Wie weit die Fasern dieser gekreuzten sekundär sensiblen Bahn sich frontalwärts ausdehnen können, ist unbekannt. Größtenteils lösen sie sich wahrscheinlich im Rückenmark selber auf. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß neben diesen auch schon solche auftreten, welche sich bis in die Oblongata ausdehnen und sensible Reflexe auf die retikulären Zentren derselben übertragen. Wir finden in diesem Bogenfasersystem die *primitivste sekundär sensible Leitung* des Rückenmarks, welche die ersten *sog. vitalen Gefühlseindrücke* der freien Hautverästelung, die grobe Berührung, den Schmerz, starke Temperaturempfindungen und den chemischen Sinn leitet. Außer diesen gekreuzten Fasern kommen in dem Rückenmark von Petromyzon *ungekreuzte Strangfasern* vor, welche sich vermutlich mehr in die dorsalen und dorsolateralen Stränge begeben ~~und als intersegmentale Schaltneurone zu betrachten~~ sind.

In einer ausgezeichneten Arbeit van Gebuchtens über das Rückenmark der Batrachierlarven (Salamandra Maculosa) sagt er von den cellules hétéromères: „Ces cellules en voient leurs axones à travers la commissure antérieure jusque dans le cordon anterolateral du côté opposé. Elles occupent toutes les régions de la substance grise et principalement la corne postérieure ou dorsale. Leurs axones traversent d'arrière en avant la zone marginale avant de s'incliner vers la commissure antérieure. En

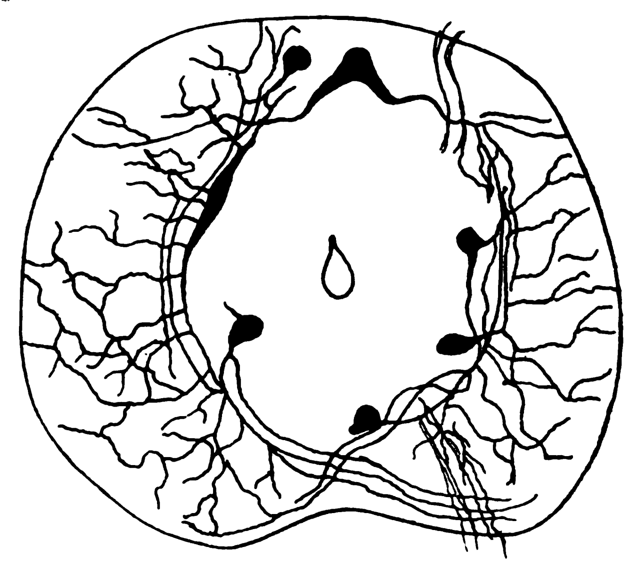


Fig. 34. Querschnitt aus dem Rückenmark von Salamandra Maculosa (Golgi-Präparat) nach van Gebuchten; aus mehreren Abbildungen zusammengestellt.

longeant la base interne du cordon lateral de la moitié correspondante de la moelle, l'axone de ces cellules présente fréquemment une bifurcation et donne ainsi naissance à deux cylindres-axes dont l'un pénètre dans le cordon latéral tandisque l'autre seul traverse la commissure. La cellule des cordons hétéromères devient ainsi à la fois une cellule pluricordonale de Cajal" — (Fig. 34).

Im Batrachierrückenmark existiert nach van Gehuchtens Beobachtungen ein perimedullärer Nervenplexus, in den eine große Anzahl von Dendriten eingeht.

Auch in allen Abschnitten des Gehirns niederer Vertebraten findet man neben zahlreichen kreuzenden Fasern auch eine nicht unerhebliche Zahl von nichtkreuzenden.

Was die Ableitung der grauen Substanz anbetrifft, so ist die Anschauung von Johnston beachtenswert, daß alle sensiblen Zentren (Hautzentren) bei Petromyzon sich aus einer gemeinsamen Anlage entwickelt haben. Dazu gehören auch das Akustikum und das Kleinhirn. Das Gehirn von Petromyzon zeige deutlich primitiven Charakter in manchen Zentren und besonders in der Morphologie und Verteilung der Zellelemente: es besitze keine Rinde.

Rádl faßt als Ganglion jedes nervöse Zentrum auf. Es besitzt einen Nervenfilz und Ganglienzellen. Nachdem Rádl die optischen Ganglien eines Schmetterlings (Sphinx pinastri) beschrieben hat, kommt er auf die Be-

deutung des Faserfilzes gegenüber den Ganglienzellen zu sprechen. Er ist der Ansicht, daß die Struktur dieser Ganglien durch ihren Nervenfilz und nur durch diesen bestimmt wird. Der Nervenfilz und nicht die Ganglienzellen sei das Wesentliche eines Ganglions. Er vergleicht dann ein solches Ganglion der Wirbellosen mit einem Ganglion aus dem Sehzentrum der Fische (Lota vulgaris) und sagt von diesem: „Wieder umgeben die meisten Ganglienzellen den Nervenfilz, in welchem nur sporadisch Zellen vorkommen; an der Anordnung der Ganglienzellen ist nichts Auffallendes zu finden; der Nervenfilz aber hat scharfe Grenzen, eine bestimmte innere Struktur, in ihn münden die Nervenfasern ein. Auch hier ist es der Nervenfilz, der das Ganglion aufbaut, während den Ganglienzellen nur eine sekundäre Rolle zukommt." Weiter führt Rádl aus: „In fast allen Ganglien der Wirbellosen liegen die Nervenzellen entweder zerstreut oder traubenförmig gruppiert außerhalb des Nervenfilzes: jede Zelle sendet einen sich in zwei Äste spaltenden Ausläufer aus, meistens in der Weise wie die Spinalganglienzellen des Menschen; neben diesen „unipolaren" kommen auch „bipolare" und „multipolare" Zellen vor. — Es gibt Ganglien bei den Wirbellosen, welche ebenfalls Ganglienzellen einschließen, so z. B. das erste optische Ganglion bei manchen Insekten (bei den Libellen, einigen Insekten und Krustazeen); in den tieferen Schichten des sog. Lobus opticus der Cephalopoden (des Tintenfisches) liegen zahlreiche Ganglienzellennester und hier und da findet man auch sonst in dem Faserfilz eingesprengte Zellen. Nichtsdestoweniger liegen die Ganglienzellen in den meisten Fällen bei den Wirbellosen außerhalb des Nervenfilzes. Sehr oft, viel öfter als man sich dessen bewußt ist, nehmen aber die Ganglienzellen dieselbe Lage auch bei den Wirbeltieren ein und nur eine unrichtige Deutung der Ganglien verführte die Forscher zu der Annahme, daß die graue Substanz der Wirbeltiere immer Ganglienzellen einschließen muß."

„Der schichtenartige Aufbau des Nervenfilzes, sagt er weiter, ist weit verbreitet: er kommt in den optischen Zentren aller Tiertypen von den Würmern bis zu den Wirbeltieren hinauf vor; auch der „Zentralkörper" des Insektengehirns, die Kleinhirnrinde und die Großhirnrinde der Wirbeltiere sind nach diesem Typus gebaut. Die Schichtung scheint nur die Eigentümlichkeit der höchsten Zentren zu bilden, sie fehlt vollständig im Rückenmark und in der Bauchganglienkette."

Packender kann wohl die große Ähnlichkeit im Verhalten der grauen Substanz und seiner Zellelemente sowie des allgemeinen Faserverlaufes im Zentralnervensystem der Wirbellosen und Wirbeltiere nicht geschildert und demonstriert werden, als es von den Forschern auf Grund ihrer Studien in ziemlicher Einheitlichkeit geschieht. Der Übergang von der einen Klasse zur anderen erscheint hier viel kontinuierlicher, als er sich an den gröberen äußeren Formverhältnissen aufzeigen läßt. Auch darin findet Übereinstimmung statt, daß die Nervenfasern der niedersten Wirbeltiere zum großen Teil marklos sind.

D a n a c h k a n n d i e z w e i t e a u f g e w o r f e n e F r a g e d a h i n b e a n t w o r t e t w e r d e n , d a ß s i c h d i e B a h n e n i m Z e n t r a l n e r v e n s y s t e m a u c h s c h o n b e i d e n W i r b e l l o s e n i n g a n z e r h e b l i c h e m M a ß e k r e u z e n.

3. Über die bilaterale Symmetrie des tierischen Körpers.

Die Ursache dieser Kreuzungen kann, wenn man das Gesamte, was auf den vorangehenden Seiten dargelegt wurde, überschaut, nicht in einer lokalen Veränderung liegen, die der Körper oder das Nervensystem in irgendeiner Entwicklungsepoche erlitten hat; es kann auch nicht so sein, daß eine Leitungsbahn aus irgendwelchen Gründen zunächst allein in die Kreuzung eingetreten ist, und daß durch sie beeinflußt alle anderen Bahnen ihr dann gefolgt sind. Sondern die Allgemeinerscheinung der kreuzenden Bahnen im gesamten Zentralnervensystem, die sich von der niedersten Entwicklungsstufe des Tierreiches bis zur höchsten in immer ausgeprägterer Form zeigt, muß auch seinen Grund in der allgemeinen Beschaffenheit, d. h. Formgestalt des tierischen Körpers und in seinen Grundfunktionen haben. Von der Gestalt des tierischen Körpers, wie sie auf niederster Stufe anhebt und sich in den höheren Stufen immer weiter ausbaut, können wir uns ein genügend klares Bild verschaffen, von den Funktionen des tierischen Körpers aber können wir nur gröbere Vorstellungen gewinnen. Das Meiste in dieser Hinsicht unterliegt unserer Deutung, und hier können die Ansichten über den gleichen Vorgang, über die vielen Faktoren, die dabei eine Rolle spielen, die ineinander greifen, und wie sie ineinander greifen, sehr verschieden sein. Aus diesem Grunde kann man wohl eine Ursache für die Kreuzungen finden, die in der Gestalt des tierischen Körpers begründet sein muß, nicht aber mit gleicher Sicherheit eine solche, die aus den Funktionen zu erschließen ist, denn letztere, wie gesagt, sind uns nur zum Teil bekannt und sind uns in ihren feineren Schwingungen noch ziemlich verschlossen.

Sehen wir uns die Gestalt des tierischen Körpers an und stellen zu dieser Gestalt den Bau des Nervensystems in Parallele. Denn daß hier eine Parallele in bezug auf gegenseitige Ausgestaltung besteht, wird ja wohl von niemanden bezweifelt werden. Rádl schießt über das Ziel hinaus, wenn er behauptet, daß sich das Nervensystem den Bau des tierischen Körpers geschaffen hat. Das ist schon deshalb unmöglich, weil auf den niedersten Stufen tierischer Organisation ein Nervensystem gar nicht vorhanden ist. Man darf nun bei dieser Parallelstellung natürlich auch wieder nicht vom Wirbeltierkörper ausgehen, sondern muß von dem der Wirbellosen beginnen und hierbei ist auf eine Ausgestaltung näher einzugehen, die mir für unser Problem von Bedeutung zu sein scheint.

Es ist nämlich den Forschern eine ausgemachte Sache, daß der Tierkörper ein bilateral symmetrisch gebauter ist. Wenn ich das Verhältnis der symmetrischen Bilateralität im folgenden auf das

richtige Maß zurückzuführen versuche, so meine ich nicht etwa die zahllosen Asymmetrien, die am tierischen Körper vorkommen und die vielleicht beim Menschen ihren höchsten Ausdruck in der Rechtshändigkeit und in der Prävalenz der linken Großhirnhemisphäre finden. Das ist ja allgemein bekannt, und daß solche Asymmetrien sich ausbilden müssen, dürfte nicht verwunderlich sein, denn der tierische Körper ist keine starre symmetrisch angelegte und symmetrisch sich betätigende Maschine, sondern die im Tiere wirksamen Lebenskräfte formen sich das schon genetisch bestimmt gerichtete plastische Material ständig nach inneren Bedürfnissen in Anpassung an die wechselnde Umgebung weiter, bald symmetrisch, bald aber auch unsymmetrisch.

Was hier noch besprochen werden soll, ist das Verhältnis der grob sichtbaren bilateral symmetrischen Organe zum Gesamtkörper. Um darüber Klarheit zu gewinnen, ist es wiederum nötig, daß man die Gestalt des tierischen Körpers von seinen einfachen Anfängen bis zu seiner höchsten Ausgestaltung verfolgt. Das soll nunmehr in einem kurzen Überblick geschehen.

Der Körper der Protozoen ist von rundlicher oder ovaler oder von fadenförmiger oder trichterförmiger Gestalt und trägt an seiner Oberfläche ziemlich regellos eine Anzahl von Wimpern oder Geißeln (Fig. 35).



Fig. 35. Balantidium coli (Protozoon.) Nach Stein.

Der Körper der niederen Metazoen wird von zwei ineinander gefalteten Säcken gebildet, dem Ektoderm und dem Entoderm. Diese haben bei einfachen Formen nur eine Öffnung, den Urmund (Blastoporus) an der Stelle, wo der untritive Teil der Blastula sich in den animalen Teil eingefaltet hat. Bei anderen Formen bilden sich später entweder noch eine Ausgangsöffnung am apikalen Pole, der After, oder an den Seitenwandungen des Sackes in Gestalt von mehr oder minder zahlreichen Poren. Der Urmund und der After brauchen nicht gerade direkt am oralen und apikalen Pole zu liegen, sondern sie können durch Krümmungen des Körpers oder andere Umstände veranlaßt, sich auch an die Seitenwandungen verschieben. Sie können entweder an der gleichen Seite nahe beieinander oder entfernter voneinander zu liegen kommen oder die eine Öffnung kann an der einen, die andere an der anderen Seite des Körpers ausmünden. Auch kann sich der äußere Sack durch

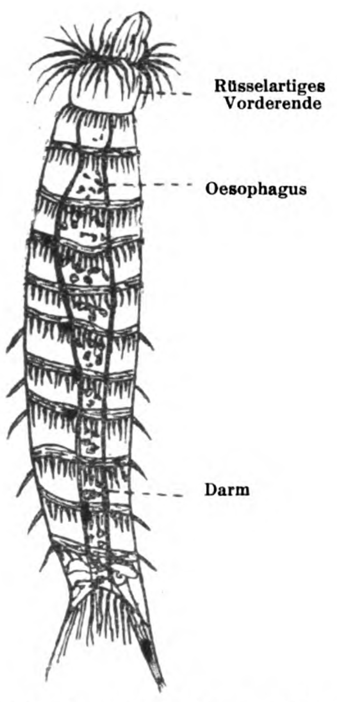


Fig. 36. Echinoderes dujardini (Niedere Wurmart). Nach Greeff.

chitinige Ringe segmentartig gestalten (Fig. 36) oder der innere Sack kann sich radienartig aussacken etc. Mag dieses sich nun so mannigfach wie immer gestalten, an der Form des Körpers als Ganzes wird dadurch nichts Wesentliches geändert; sie bleibt immer eine solche, daß sie einen ineinander gefalteten Sack darstellt.

Eine gewisse Veränderung tritt erst durch zwei Umstände ein, die die Form einerseits nach außen, andererseits nach innen verändern. Dies beginnt bei den Anneliden und setzt sich von hier in immer stärkerem Maße bei den höheren Formen fort. Der eine äußere Umstand besteht darin, daß vom Körper die mannigfachsten Auswüchse entstehen. Dies begann schon auf einer niederen Stufe, gestaltet sich nun aber immer weiter aus, nachdem der Körper sich metamer gegliedert hat. Auf diesen Umstand will ich weiter unten noch zu sprechen kommen.

Der andere Umstand, der den Körper nach innen verändert, ist durch das Auftreten des dritten Keimblattes, des Mesoderms, bedingt. Dieses Mesoderm entsteht durch eine nochmalige Einfaltung des Entoderms, aber zum Unterschiede gegenüber der ersten Einfaltung, welche den Sack als Ganzes einstülpte, geschieht die Einstülpung des Mesoderms doppelseitig auf jeder Hälfte des Entodermschlauches, so daß zwei symmetrische Mesodermsäcke, ein linker und ein rechter, entstehen. Diese beiden Einfaltungen, die man plastisch am besten als zwei Taschen begreift, schieben sich zwischen den Ektoderm- und Entodermsack, umfassen den letzteren und bilden die Leibeshöhle (Coelom) oder -höhlen, in welchen der Entodermsack und vieles, was aus letzterem entsteht, liegt (Fig. 39). Der tierische Körper besteht also jetzt aus vier Säcken, die ineinander geschachtelt sind, einem Ektoderm-, einem Entoderm- und einem rechten und einem linken Mesodermsack. Diese Doppelseitigkeit des Mesodermsackes und alles, was aus ihm entsteht, bedingt die innere bilaterale Symmetrie des tierischen Körpers. Aus ihm entsteht nach innen der doppelseitige Urogenitalapparat und nach außen vor allem

die Doppelseitigkeit der Muskulatur nebst dem harten Skelett, an welches sich die Muskulatur ansetzt. Diese innere Doppelseitigkeit ist aber nicht gleich am ganzen Tierleibe ausgeprägt, sondern beginnt bei den Anneliden erst an ganz beschränkter Stelle, insofern sie bei diesen nur winzige Teile, gewöhnlich die Genitalorgane allein umfaßt (Fig. 37). Allmählich breitet sie sich weiter auf die Leibeshöhle aus und kann dann entweder je zwei durch den ganzen Leib gehende, einheitliche Halbsäcke, oder segmentartig, der Quergliederung des Leibes entsprechend, zahlreiche segmentierte bilden (Fig. 38). Die anderen beiden Säcke aber, der Ektoderm- und Entodermsack, bleiben auch weiter einheitliche Säcke, ebenso bleiben einheitlich alle Drüsenorgane, die aus dem Entoderm entstehen, wie Leber, Milz, Pankreas etc. Einzelne aus dem Entoderm entstehende Organe, welche bei ihrer Entstehung zunächst auch eine einheitliche Ausstülpung des Entoderms sind, passen sich bei ihrer weiteren Ausbildung der bilateralen Symmetrie des Mesoderms an, wie z. B. die Lungen, welche aus der Tracheröhre sich dichotomisch teilen und nun in ihrem Ausbau in die beiden Pleurahöhlen sich einsenken. Ebenso ist das

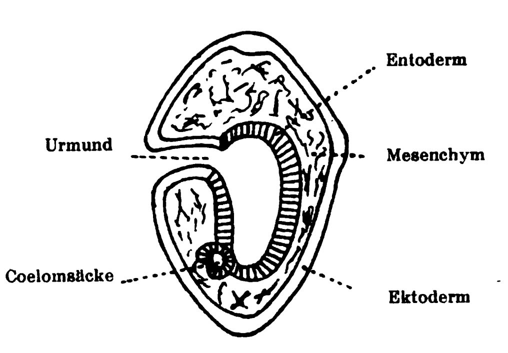


Fig. 37. Schematisches Durchschnittsbild eines platyhelminthen Scoliciden. Nach Grobben.

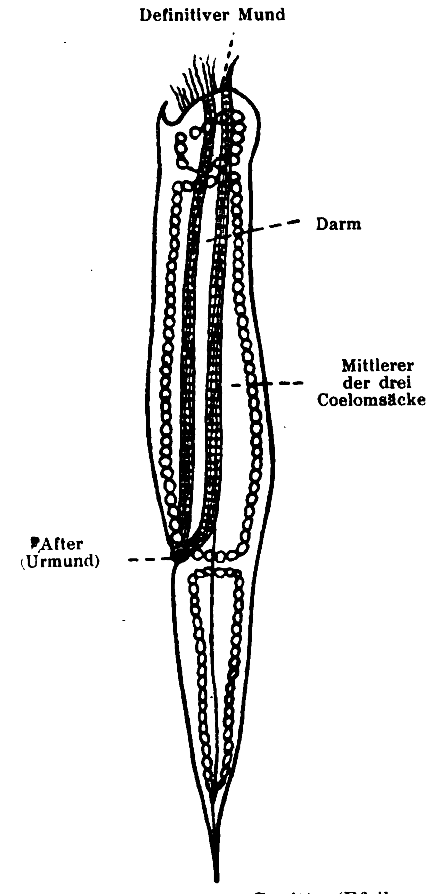


Fig. 38. Schema von Sagitta (Pfeilwurm). Nach Grobben.

Gefäßsystem zunächst ein unsymmetrisches Röhrensystem mit einer an einer Stelle befindlichen ampullären Erweiterung, dem Herzen. Dies Verhältnis zeigt sich auch bei allen höheren Formen bis zum Menschen herauf. Auch selbst bei diesem ist das Gefäßsystem in seiner Anlage zunächst ein einfacher in sich geschlossener Schlauch mit einer in der Kopfgegend gelegenen Erweiterung, dem Herzen, und erst später geschieht die weitere Ausbildung in der Weise, daß es sich nicht ganz und gleichmäßig bilateral teilt, sondern daß es sich nur der inneren bilateralen Symmetrie annähert. Aus dem Erläuterten geht hervor, daß der tierische Körper auch in seiner weiteren phylogenetischen Entfaltung doch die alte Grundform der sack- resp. schlauchförmigen Gestalt beibehält, und daß sich in diese Grundform etwas Bilateral-Symmetrisches einbaut, welches dann allerdings auch auf die Grundform richtunggebenden Einfluß gewinnt.

Der andere Umstand, welcher die ursprüngliche Körperform umgestaltet, betrifft die Veränderungen, welche in der Entwicklung am Ektoderm vor sich gehen. Sie sind der der Außenwelt direkt zugekehrten Oberfläche des Ektoderms entsprechend naturgemäß nach außen gerichtet. Sie betreffen die Bildung von Sinneswerkzeugen, die sich vom Körper in die Außenwelt vorstrecken, um mit ihnen aus mehr oder entfernter liegenden Quellen das aufzunehmen, was dem Körper nützlich, und das abzuwehren, was ihm schädlich ist. Diese Werkzeuge bilden sich als Aussackungen oder Einstülpungen des Ektoderms in ähnlicher Weise wie die Ein- und Aussackungen am Entoderm entstehen. Bei den niederen Tierformen beteiligt sich auch noch das Entoderm daran, indem z. B. die Aussackungen des Digestionstraktus vielfach in diese Auswüchse hineingehen. Bei den höheren Formen tritt das Entoderm mehr zurück, dafür treten aber mehr Bildungen, die vom Mesoderm herrühren, in sie hinein, wie Muskeln und Knochen. Diese Auswüchse und Einstülpungen sind bei niederen Formen ganz unregelmäßig und ganz asymmetrisch, und erst allmählich gewinnt auch die innere bilaterale Symmetrie auf sie Einfluß. Aber der äußere Sack bleibt als solcher bestehen, ganz gleich wieviel Aus- und Einstülpungen an ihm entstehen. Gleich wie ein Topf, dem man zwei Henkel ansetzt, nicht deshalb bilateral symmetrisch wird — denn die Henkel sind es zwar, nicht aber der Topf —, so wird auch der Ektodermsack des Tierkörpers nicht dadurch bilateral symmetrisch, daß er auf beiden Seiten die gleiche Anzahl von Auswüchsen erhält.

Zur Vollständigkeit und zur genaueren Erkenntnis der tierischen Körpergestalt ist es nötig, sich die inneren und äußeren

sekundären Bildungen, welche die bilaterale Symmetrie bedingen, noch einmal genauer anzusehen und einzuschätzen.

Von den inneren Bildungen kommen, wie erwähnt, wesentlich das Muskel- und Knorpel-Knochengewebe des Rumpfes in Betracht, denn die Epithelhäute des Mesoderms wirken zwar richtunggebend auf die entstehende bilaterale Symmetrie, sie sind aber dauernd nur zarte Häute und können als solche selbst das Nervensystem wenig beeinflussen. Das Knochengerüst dagegen wächst zu einer starken Masse aus und noch mehr das Muskelgewebe.

Das Knochengewebe wächst zunächst als indifferente Zellmasse wesentlich aus dem Mesoderm (vielleicht auch noch etwas aus dem Ektoderm) bezw. aus dem Mesenchym und bildet zwei Hohlräume, einen engen, langen, aber ringsum geschlossenen, als feste Umhüllung des Zentralnervensystems — dies gilt allerdings nur für die Wirbeltiere —, und einen breiteren und kürzeren, vorne und hinten offenen als Stütze und Umhüllung der Rumpforgane. Beide, besonders die Wirbel, sind die bleibenden Reste der Mentamerie des Wirbeltierkörpers. Die Wirbel sind geschlossene, aneinander passende Ringe; sie zeigen in ihrer ersten Entstehung nichts von bilateraler Symmetrie, sondern ringförmige Zellhaufen, aus denen sich später das Knorpelgewebe entwickelt, legen sich um das Medullarrohr herum und umfassen es als ein durch den Rumpf von oben bis unten durchgehender weicher Schlauch. Erst später nach Konsolidierung der Masse kommt durch seitliche Auswüchse, die wohl der Zugwirkung der Muskeln ihre Entstehung verdanken, die bilaterale Symmetrie zustande. Der breitere Hohlraum, welcher durch die Viszeralbögen und Rippen und den Beckengürtel gebildet wird, ist sowohl vorne als auch hinten gespalten und hat vorne eine klaffende Öffnung. Außerdem sind seine festen metameren Abschnitte durch breite Zwischenräume getrennt, so daß er mehr einen aus reifenförmigen und getrennt voneinander liegenden Spangen gebildeten Hohlraum repräsentiert. Aber einen solchen, wenn auch unvollständig umschlossenen Hohlraum stellt er als Ganzes betrachtet dar. Bei den Wirbellosen kommen dafür chitinartige Panzergebilde in Betracht, die sich aus dem Ektoderm bilden, die auch in einzelnen Platten und Ringen den Körper umgeben und als Ganzes gleichfalls eine feste, sackförmige Schicht darstellen.

Auch das Muskelgewebe, aus Ring-, Schräg- und Längsmuskeln bestehend, bildet sich zum größten Teil aus dem Mesoderm, zum geringeren aus dem Ektoderm. Letzteres entspricht dem Epithelmuskelgewebe und behält mit dem Ektoderm als Ganzes die Sackgestalt bei. Die große Masse der Rumpfmuskulatur bei den Wirbel-

tieren bildet sich zunächst in metameren Schichten (Myotomen) und bilateral symmetrisch. Als solche bilaterale Schicht ohne besondere Differenzierung bleibt sie bei den niederen Wirbeltieren bestehen. (Fig. 39.) Bei den höheren Wirbeltieren tritt zwar eine mannigfache

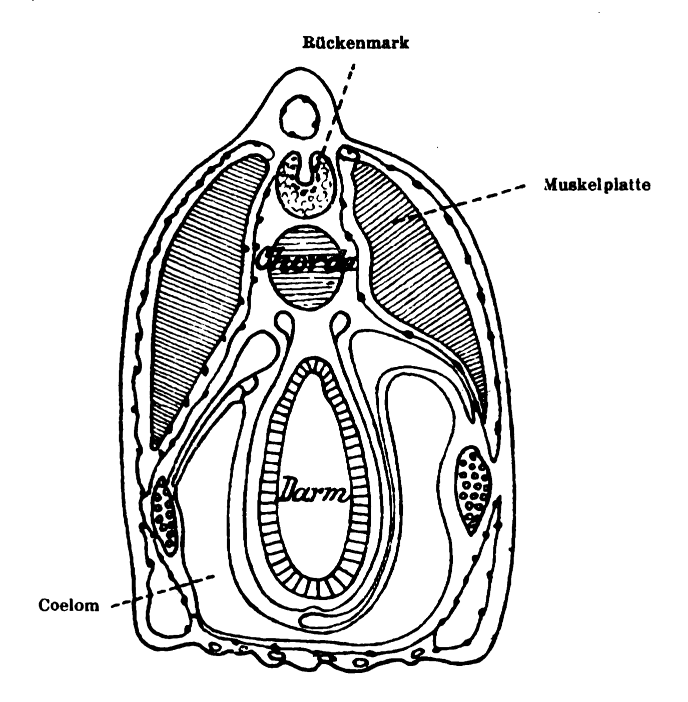


Fig. 39. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion von Branchiostoma (Amphioxus). Nach Korschelt und Heider.

Differenzierung ein, aber als Ganzes umschließt sie das reifenförmige Knochengerüst resp. füllt die Lücken zwischen den Reifen aus. Sie bildet auf jeder Hälfte quer oder schräg verlaufende kontraktile Halbringe, die beiderseits als Ganzes vereint wieder einen vollkommenen Muskelsack darstellen.

Und nun schließlich die aus dem Ektoderm ausgewachsenen Anhänge! Sie entstehen zuerst, wenn man von den Geißeln und Wimpern der Protozoen absieht, bei den Coelenteraten im Umkreise der Mundöffnung und bilden hier einen Kranz von verschieden langen und breiten Fühlern. Dasselbe Verhältnis zeigt sich auch bei den niederen Würmern. (Fig. 36.) Sie sind hier schon etwas mehr differenziert, verschieden lang, dick und breit. Sie bilden hier einen Teil des Mundtrichters, gleichsam als ob letzterer in seinem vorderen Abschnitt der Längsrichtung nach sich in zahlreiche verschieden lange

Zipfel gespalten hätte. Würden die Lücken zwischen ihnen angefüllt sein, so hätte man einen ganzen, sich vorstreckenden Schlauch. Die Cephalopoden zeigen dies Verhältnis besonders anschaulich. (Fig. 40.) Bei den Anneliden sind diese Fühler ebenfalls vorhanden; außerdem treten jetzt bei einzelnen Vertretern auch noch an den seitlichen Körperteilen Auswüchse auf, welche paarig und an beiden Seiten gleich an Zahl den Metameren entsprechen. Bei den Arthropoden ist dies Verhältnis dasselbe, nur sind die Anhänge an Zahl sehr wechselnd, können in gleichmäßigen Abständen stehen oder auch nicht. Häufig verschmelzen sie zu umfangreichen Gebilden und sind stark gegliedert. Bei den höheren Formen der Wirbellosen, mit Ausnahme der sternförmig gebauten, wechselt das Verhältnis an Zahl und Umfang dieser Auswüchse. Wo sie aber vorhanden sind, zeigen sie mit Ausnahme des Medianauges stets die bilaterale Symmetrie. (Fig. 41.) Bei den Vertebraten schrumpfen die vorderen an der Mundöffnung befindlichen Anhänge zusammen; es finden sich dort nur noch Reste, während die seitlichen Anhänge, Extremitäten, wenigstens bei den höheren Formen, sich auf vier beschränken, ein vorderes und ein hinteres Paar. (Fig. 42 und 43.)

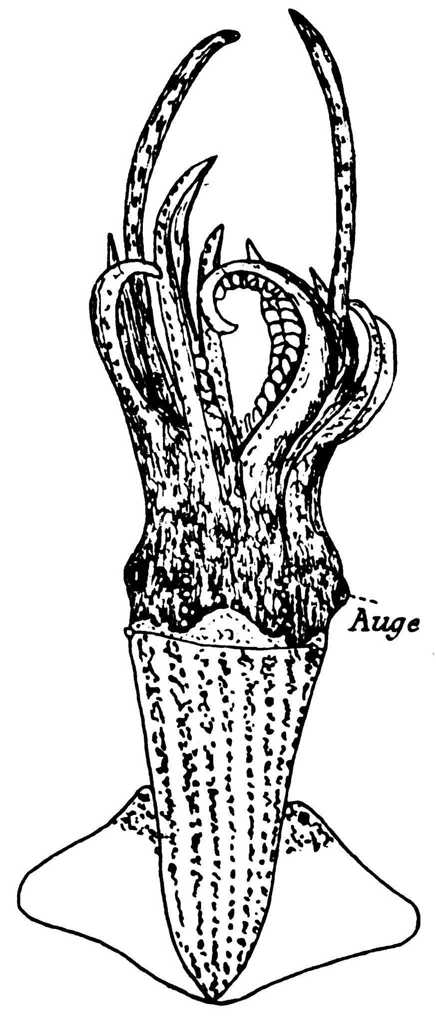


Fig. 40. Abraliopsis morisi (Kopffüsser). Nach Chun.

Aber ebenso wie die Auswüchse, welche an der Mundscheibe der niederen und höheren Würmer entstanden sind, als Ganzes nur gleichsam einen gespaltenen Schlauch darstellen, so stellen auch die seitlichen Auswüchse, ganz gleich, ob sie ungegliedert oder ge-

gliedert sind, bewegliche Halbringe dar, die, wenn sie geschlossen werden, Vollringe bilden, sobald man den Körper selbst als hinten sie verbindendes Mittelstück dazu nimmt. Ebenso wie die Rippen innen vom Ektoderm solche eingeschlossenen festen Ringe bilden, so sind die Anhänge äußere lose bewegliche Reifen, die die Tonnenform des Körpers umgreifen und sich ihr anlegen können. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei gesagt, daß zu diesen Auswüchsen nicht Haare, oder Borsten, Stacheln und dergleichen zu rechnen sind, welche ja nur aus dem Ektoderm abstammen, während die Anhänge sich aus Gebilden zusammensetzen, die aus Ektoderm, Mesoderm und zum Teil wohl auch aus dem Entoderm entstehen.

Wenn man nun die Stellung und Bewegung dieser Anhänge genau betrachtet, so erkennt man, daß sie alle eine nach dem Körper zu gerichtete Konkavität zeigen, so daß, wenn sie sich an ihn anlegen, sie diesen reifenförmig umfassen. Sowohl als Ganzes zeigen sie eine nach einwärts gerichtete Biegung, als auch sind ihre einzelnen Glieder so zueinander gestellt, daß sie sich wesentlich nach innen biegen und die Gradstellung der einzelnen Glieder resp. die Auswärtsbewegung der ganzen Extremität nur bis zu einer gewissen Extension möglich ist.

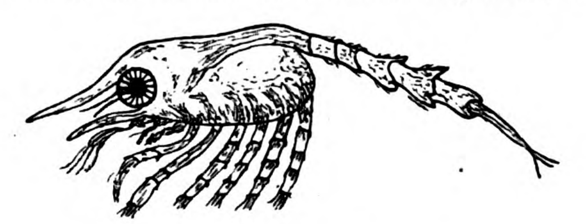


Fig. 41. Myssistadium des Hummers.
Nach G. O. Sars.

Die Einwärtsbewegung zum Körper hin ist die Hauptaktion, während die Abduktion resp. Extension nur auxiliärer Natur ist. Das Bewegungsbild erinnert vollkommen an dasjenige einer Zange, deren

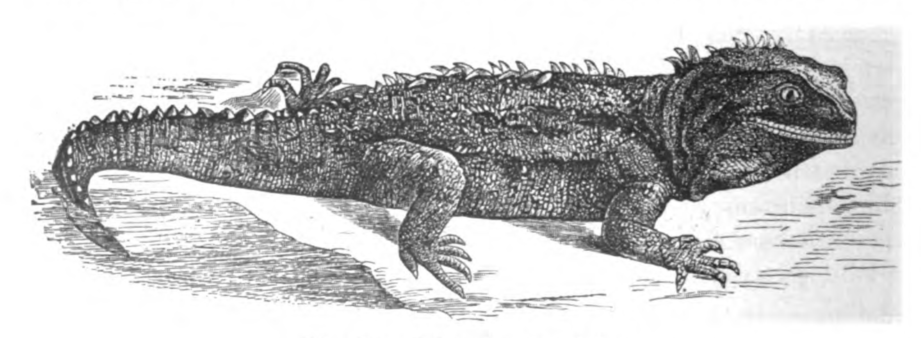


Fig. 42. Sphenodon punctatum.
(Nach Gadow) aus Claus-Grobben.

vordere kürzere Hebel auch nach einwärts gebogen sind, so daß, wenn die Zange geschlossen ist, ihre Spitzen aneinanderstoßen. Auch hier ist die Hauptbewegung, um den Zweck des Werkzeuges zu erfüllen, um einen Gegenstand zwischen die Zinken zu fassen, die Adduktion, und die Abduktion ist eine zwar notwendige, aber auxiliäre, um die Hauptaktion zu ermöglichen. Alle beweglichen Anhänge des tierischen Körpers mitsamt den sie tragenden Sinneswerkzeugen sind in ihrer bilateralen Anordnung solche zangenartigen Werkzeuge, welche den Zweck haben, das, was aus der Außenwelt für den Organismus nötig ist, zu umklammern, festzuhalten und dem Körper zuzuführen. Diese Hilfseinrichtung hat sich der Gesamtkonfiguration des Körpers sinngemäß angefügt und hat auf den Aufbau des Nervensystems gleichfalls seinen entsprechenden Einfluß ausgeübt.

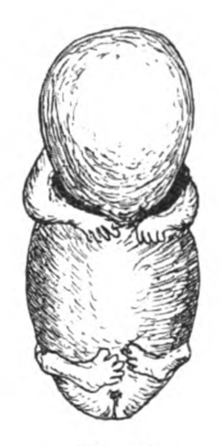


Fig. 43.
Menschlicher Fötus.

Der tierische Körper bewahrt also trotz seines Ein- und Ausbaues an bilateralen Gebilden im ganzen seine sackförmige Urgestalt und funktioniert als ein einheitlicher Organismus.

Auch das Nervensystem, speziell das Zentralnervensystem, zeigt keineswegs in seinem Bau eine absolute bilaterale Symmetrie, wie es auf den ersten Blick erscheinen mag. Dies würde vielleicht deutlicher zum Ausdruck kommen, wenn der Tierkörper statt der seitlich verschmälerten langgestreckten Form eine Kugelgestalt angenommen hätte. Aber er hat sich langgestreckt, weil der ständig nach vorwärts strebende, nach Nahrung suchende vordere Pol ihn allmählich in die Streckung und Längsausdehnung gebracht hat. Dadurch wurden die Außen- und Innenhüllen mehr und mehr zu sack- oder röhrenförmigen Gebilden und dadurch wurde auch der gleichmäßige sphärische Nervenplexus längsgestreckt. Bei der Verdichtung und Konzentration des Plexus bildeten sich entsprechend nervöse Längsbänder, die am vorderen und hinteren Pol konvergierten und sich vereinigten. Es entstand durch solche Längsstreckung eine Bilateralität, die zunächst eine scheinbare ist, indem sie nur durch die Längsstreckung vorgetäuscht, in Wirklichkeit eine langausgezogene geschlossene Kette darstellt. Diese langgezogene ringförmige Bildung gewinnt dann mehr den Ausdruck der bilateralen Symmetrie durch Spaltung des Körpers in metamere Abschnitte und entsprechende Bildung von metameren isolierten nervösen Ganglien in den Längs-

strängen. Aber die Kette bleibt trotz der beiderseitigen lokalen Einbauten von Ganglienzellmassen immer eine geschlossene. Dieser Zustand bleibt auch der gleiche, ja er wird nach beiden Richtungen noch sinnfälliger nach Einbau des Zentralkanals in die Nervenmasse bei den Wirbeltieren. Wenn man die Entwicklung des Nervensystems bei den Wirbeltieren verfolgt, so sieht man, daß es zunächst ein einfaches gleichmäßiges Nervenrohr bildet, welches sich nur am vorderen Abschnitt bläschenförmig erweitert. Von einer bilateralen Symmetrie ist nichts zu erkennen. Die Wand des Rohres ist überall, soweit sich das mit den gegebenen Untersuchungsmitteln feststellen läßt, vollkommen gleichmäßig gebaut. Die ganze Matrix, aus der alles weitere sich bildet, ist ein geschlossener schmaler langgestreckter Ring, und ein solcher bleibt er auch als Ganzes in seiner weiteren Ausbildung bis zum endgültigen fertigen Bau von den niedersten Vertebraten bis zum Menschen. Die bilateralen zentralen Bildungen, die man bei Verfolgung der Entwicklung des Zentralnervensystems immer mehr auftauchen sieht, sind späterer Erwerb und entsprechen vollkommen dem bilateralen Ein- resp. Ausbau am Körper. Sie sind daher auch je nach der tierischen Organisation variabel, während der Grundstock überall gleich bleibt. Während die Matrix die alte gleiche Form des geschlossenen Ringes beibehält, nur daß sie durch Abgabe von Neuroblasten an die Außenzonen des Nervenrohres sich verschmälert, entwickeln sich in der von His sog. Mantelschicht die einzelnen nervösen Zentren in ähnlicher Weise, wie sich bei den Wirbellosen in den zunächst gleichmäßigen nervösen Längssträngen die Ganglienknoten als lokale Zentren für die einzelnen Metameren ausbildeten. Aus beiden gehen dann auch auf beiden Seiten die Nervenfasersysteme, sowohl peripherische wie zentrale, hervor. Im fertigen Zentralnervensystem der Wirbeltiere ist die sog. graue Bodenmasse die zentrale gleichmäßig das ganze Nervenrohr durchziehende Schicht, die rein als solche, d. h. abgesehen von Nervenkernen, welche sich in sie einlagern, den ursprünglichen, gleichmäßigen Ring repräsentiert, aus dem das Nervensystem in seiner einfachen Gestaltung bestand, und welches die asymmetrische Geschlossenheit des Ganzen am sinnfälligsten zur Anschauung bringt. Aber auch die eingelagerten Schichten des Zentralnervensystems, wenn sie auch entsprechend der sich am Körper einbauenden bilateralen Gebilde, bilateral gelagerte nervöse Zentren erhalten, formen und runden sich zu geschlossenen einheitlichen Ringen ab, indem sie in ihrem langgestreckten Verlaufe durch Kommissuren oder durch die Mittellinie überschreitende kreuzende Bahnen sich vereinigen.

Neben den einzelnen Zentren, die sich in die graue Grundsubstanz einlagern und von denen isolierende Bahnen ausgehen bzw. in sie einströmen, enthält diese Substanz noch den feinen Nervenfilz (bei den Wirbellosen die sog. Punktsubstanz), der sich diffus durch ihre ganze Länge hinzieht. Diese graue Grundsubstanz mit ihrem Nervenfilz repräsentiert wohl die Zentralisation der Einheitlichkeit des Körpers. Die einzelnen Zentren mit ihren Bahnen dienen, wie ich glaube, ausschließlich isolierenden Betätigungen, während in der grauen Grundsubstanz jener leise flutende Lebensstrom dahinfließt, wie er vielleicht bei einem ruhig schlafenden Menschen auf- und abwallend den Funktionszusammenhalt des Ganzen, d. h. aller zellulären Elemente, bewirkt.

4. Wie sind die Kreuzungen der Nervenbahnen entstanden.

Diesen Verhältnissen ist bei der Parallele, die nun zwischen der Ausgestaltung des Nervensystems und des Körpers gezogen werden soll, vollauf Rechnung zu tragen. Freilich rein ohne die entsprechenden Funktionsleistungen mit zu berücksichtigen, läßt sich die Parallele schwer durchführen, weil Gestalt und Funktion so miteinander verkettet sind, daß eine Scheidung schwer möglich ist. Doch bezieht sich das Funktionelle nur auf allgemeine und einfach verständliche Reaktionen.

Die einfachste Form des tierischen Körpers, in welchem sich zuerst ein Nervensystem gebildet hat, ist ein einfacher ineinander gestülpter Sack, und das Nervensystem ist ein in den beiden Lagen des Sackes liegendes und in seinem ganzen Umfange gleichmäßig sich ausbreitendes Netz von interzellulär verbundenen Nervenzellen. Dieses Netz von Nervenzellen und Nervenfasern entspricht nicht nur der einfachen sackförmigen Körperform, sondern auch den gleichmäßig verteilten Sinneszellen, welche die Reize von der Außenwelt aufnehmen, sowie dem gleichmäßigen Muskelschlauche, welcher die einfachen Bewegungen des Gesamtkörpers bewirkt. Denn die geringen Bewegungen, die diese niederen Tiere ausführen, sind wohl im wesentlichen solche, welche leicht wellenartig den gesamten Körper durchfluten und ein leichtes Vorstrecken und Zurückziehen des Körpers bei in Stöcken festsitzenden Tieren oder ein Auspressen und Wiederaufnehmen von Wassermengen z. B. aus dem Glockeninhalt von Medusen bewirken, wodurch eine langsame Ortsbewegung erfolgt.

Dieses Nervennetz bildet den Grundstock der Nervenanlage des gesamten Tierreiches, soweit es überhaupt Nerven besitzt, und von

diesem Netze aus muß alle weitere Ausbildung des Nervensystems abgeleitet werden. Wenn man sich ein solches Netz plastisch vor Augen hält, so ist es ein System von kontinuierlich verbundenen und sich überkreuzenden Bahnen, und bei den nun in höheren Entwicklungsformen sich einstellenden Konzentrationen und Isolierungen mußte daraus ein System von teils ungekreuzten, teils gekreuzt verlaufenden Bahnen entstehen.

Die erste Zentralisation und zugleich auch die erste Isolierung bildet sich um die Mundöffnung des Tieres, und hier hat diese Konzentration und Zentralisation sich dauernd gehalten und hat allmählich in der weiteren Entwicklung immer höhere Grade erreicht. Hier setzte sich (sit venia verbo) die Seele fest. Durch die vordere Eingangspforte muß dasjenige hindurchgehen, was das Tier am Leben erhält, und mit dieser Eingangspforte muß es nach dem streben, was es zur Lebenserhaltung benötigt. Der Lebensdurst konzentriert sich hier und muß hier notgedrungen immer mehr an Schöpferkraft zunehmen.

Der primitive Mund, die einfache Mundscheibe, reicht bald nicht mehr aus, um das Bedürfnis zu befriedigen. Das Werkzeug muß sich vergrößern und vervollkommnen, es muß weiter in die Außenwelt ausgreifen können. Es bilden sich demzufolge um die Mundöffnung herum zahlreiche Fühler und Fangarme, welche die Nahrung aufspüren und in die Mundöffnung einstrudeln. Die Fühler tasten einzeln das umgebende Medium nach allen Seiten, besonders im horizontalen Umkreis, ab, sie bewegen sich dann gemeinsam nach innen, nach der Mundöffnung zu, sie kreisen das an Nahrung Notwendige zwischen sich ein und schieben es der Mundöffnung zu.

Hier gestaltet sich sowohl etwas Isolierendes, indem der einzelne Fühler aufspürt, als auch etwas allgemein Sammelndes, indem mehrere oder alle Fangarme sich zu einer gemeinsamen Aktion zusammentun; denn diese am Munde befindlichen Fangarme kann man, wie schon erwähnt, als eine gespaltene rüsselartige Vorstülpung des Mundtrichters betrachten, welche in ihrer Konfiguration zum Teil isoliert, im wesentlichen aber wie der Mundtrichter selbst als gemeinsames Ganzes sich betätigen können. Dieser Isolations- und Sammelapparat hängt nun als Auswuchsapparat mit dem übrigen sackförmigen Körper zusammen. Letzterer wird von einem Nervenapparat geleitet, der aus einem netzförmigen Plexus besteht. Dieser netzförmige Apparat geht, wie die Untersuchungen ergeben, auch in den Auswuchsapparat über. Beide, der Nervenplexus des eigentlichen Körpers und derjenige des Auswuchsapparates, müssen mit-

einander in Beziehung treten, der eine muß in seiner Betätigung und Struktur sich dem anderen anpassen, es muß ein nervöser Wechselstrom hin- und herfluten. Das geschieht durch eine ringförmige Kondensation der nervösen Elemente an der Grenze zwischen beiden, in der Vermehrung von Nervenzellen und in der Ausprägung isolierender Bahnstrecken. Da die Grundform des Baues des Nervensystems des Tierkörpers der Nervenplexus ist, und aus diesem sich die Weiterentwicklung vollzieht, so können sich die für die Fühler und Fangarme nötigen Nervenbahnen aus diesem in dem ringförmigen Netze sich überkreuzenden Bahnen doch nur so isolieren, daß sie ihrem bisherigen Verlaufe entsprechend sich nach vorhergehender Überkreuzung in die einzelnen Abteilungen begeben. Diese Überkreuzung braucht naturgemäß keine vollständige zu sein, und es wird von besonderen Umständen, die sich im einzelnen schwer enthüllen lassen, abhängen, ob bald mehr überkreuzende, bald nicht kreuzende Bahnen sich in die einzelnen Anhänge ergießen.

Die Isolierung greift nun mit der weiteren Entwicklung des Tierkörpers weiter um sich, und zwar in doppelter Weise, einmal indem der bisher ganz kontinuierliche und einheitliche Körper sich gliedert, und zweitens indem jedes Metamer nun auch seine besonderen Anhänge erhält, die es in besonderen isolierten Kontakt mit der Außenwelt setzt. Angebahnt wird diese Isolierung durch die Bildung der Längsstränge mit ihren Kommissuren und ihren abgebenden Seitenästen. Die Längsstränge sind der Längsstreckung des Körpers folgende linienartige Kondensationen des Nervenplexus und die Kommissuren und Seitenäste sind quere linienartige Kondensationen als erste Spuren, die sich eingraben, um die weitere Metamerie auszugestalten. Wie der Körper zunächst seine erste scharf abgegrenzte Konzentrierung in Form eines Nervenringes oder Ganglions an der Grenze zwischen Ösophagus und Mundanhängen erhielt, so erhält jetzt jedes Körperglied seine eigene Nervenkonzentrierung in gleicher Weise, d. h. es sammeln sich in ihm Nervenzellen lokalisiert an und ebenso verdichtet sich in ihm der Nervenplexus. Beide vereint ballen sich zu einem Ganglion zusammen, und so zieht durch den ganzen Körper eine Kette von Ganglien hin, deren Zahl der Anzahl der Metameren entspricht. Verschmelzen mehrere homonome Glieder zu einem größeren einheitlichen Gliedabschnitt, so verschmelzen auch mehrere kleine Ganglien zu größeren, und diese Verschmelzung schreitet allmählich so weit fort, bis bei den Vertebraten alle zu einer einheitlichen Masse verschmolzen sind.

Neben der Konzentrierung und Verschmelzung geht aber immer die Isolierung von Nervenbahnen einher, weil der Körper wesentlich durch Isolierungen zur Vervolikommnung gelangen kann. Zunächst sind zwar die Metameren noch ziemlich gleichartig organisiert, aber sie reihen sich als selbständige Teile doch hintereinander an. Der Körper agiert nicht wie früher in seiner Gesamtmasse, sondern mehr in der Aufeinanderfolge dieser einzelnen Glieder; jedes hat sein Aktionszentrum, das in Beziehung zu anderen steht. Ein Reiz, der das eine trifft, pflanzt sich bei genügender Stärke auf das andere fort. Hierbei hat das vorderste Zentrum am Schlunde die Führung, d. h. alles flutet zu ihm hin und flutet wieder auf alle zurück, denn von ihm gehen die Hauptregungen, anregende und hemmende, aus. So müssen sich also isolierte Bahnstrecken bilden, welche die einzelnen Ganglien miteinander in Verbindung setzen. Diese Bahnen sind teils alter Besitz, d. h. sie haben sich schon früher aus der ersten Konzentration am Schlunde und aus dem allgemeinen Nervenplexus gebildet (Ventral-Dorsal-Lateralstränge mit ihren Kommissuren), teils bilden sie sich bei jedem Ganglion neu, indem neue Nervenzellen entstehen und sich lokal anhäufen und diese Nervenzellen Anschluß nach zentral und nach der Peripherie erstreben. Da jedes Ganglion aus Nervenzellen und einem Nervennetz besteht, so mußte sich bei der Isolierung der Bahnen aus dem Netz auch hier wie bei dem oralsten Ganglion ergeben, daß sich diese Bahnen teils überkreuzen, teils ungekreuzt verlaufen.

Es konnte sich nach Bildung der Ganglien die Überkreuzung der sich isolierenden Bahnen in der Medianlinie naturgemäß nur innerhalb der Ganglien vollziehen, wie es vorher die Kommissuren gewesen sind, an denen der Übergang der Fasern von einer Seite auf die andere sich vollzogen hatte. Die Kommissuren waren zunächst die sinnfällige Ausprägung der Kreuzungen und später die Ganglien, die an ihre Stelle traten. Die Kommissuren resp. Ganglien sind also die Vorläufer der eigentlichen Kreuzungen, welche alle ihre eigenste Wurzel im primitiven Nervenplexus haben, der ringförmig die Körperschläuche umfaßt.

Auf die Konzentrierung und Isolierung haben dann in zweiter Reihe auch die äußeren Anhänge, d. h. die Sinnes- und Bewegungsapparate eingewirkt, welche die Körperabschnitte in der weiteren Entwicklung erhielten. Diese Anhänge bildeten sich, wie vorher geschildert wurde, als reifen- bzw. zangenförmig gestaltete und funktionierende Werkzeuge aus. Diese Form und Funktion mußte auf den Verlauf der sich aus dem Netze isolierenden Bahnen gleichfalls

einen großen Einfluß ausüben. Hierbei ist natürlich schwer zu sagen, ob der Einfluß des sich ausbauenden Nervensystems mehr auf die Gestaltung der Anhänge oder umgekehrt die durch die Funktion bedingte Ausgestaltung der Anhänge auf die Ausgestaltung des Nervensystems eingewirkt hat. Es greifen hier die Faktoren so ineinander, daß das Primäre vom Sekundären schwer zu trennen ist. Die Reize, welche in diese halbringförmigen Anhänge eindrangen, konnten nur in ringförmigem Laufe in das Innere des Körpers und in das Zentralnervensystem hineingelangen, und denselben Weg mußten auch die Impulse nehmen, die, im Zentralnervensystem geweckt, auf die Muskulatur der Anhänge ausstrahlten, um jene Grundaktion der Anhänge, nämlich ihren Zusammenschluß, sei es zum Fassen der Nahrung, zum Festhalten des Körpers auf einer Unterlage, sei es zum Umklammern beim Geschlechtsakt, zu bewirken. Der Weg an der ganzen Körperperipherie, der zum Zentralorgan hin und von ihm zur Peripherie führt, sei es am geschlossenen Körper, sei es an den losen Anhängen, ist ein ringförmiger. Diese Wege führen nun in eine Nervenmasse, die ringförmig um einen Schlauch liegt, oder die, wie bei den Wirbeltieren, den Schlauch, d. h. den Zentralkanal, in sich hat. So ist es begreiflich, daß die peripheren Nervenbahnen, wenn sie von links und rechts in diese schlauchförmige zentrale Nervenmasse eintraten, bzw. aus ihr auszutreten im Begriffe waren, wie zwei sich entgegenkommende Ströme sich zum erheblichen Teile überqueren mußten.

Der weitere Fortschritt vollzog sich nun ständig in der gleichen Linie. Den zunehmenden Isolierungserscheinungen am Körper mußte sich ständig das Nervensystem anpassen. Es sammelten sich immer mehr Nervenzellen im Zentralnervensystem an und lokalisierten sich zu kleinen oder größeren Zentralstationen und aus dem diffusen, zentralen Nervennetz isolierten sich dementsprechend immer mehr einzelne Bahnen, welche diese Zentren miteinander und mit der Peripherie verbanden.

Trotzdem sich der tierische Körper immer mehr in einzelne strukturelle und funktionelle Sonderabteilungen isoliert hatte, so konnte er doch andererseits seine Einheitlichkeit dadurch bewahren, daß sich die Sonderabteilungen den einheitlichen Grundmauern des Körpers einfügten. Das fand auch seinen entsprechenden Ausdruck im Bau des Zentralnervensystems, indem sich einerseits für einheitliche Sonderfunktionen zusammenfassende Zentralstationen ausbildeten, von denen aus diese Funktionen geleitet wurden, und indem andererseits die einheitliche nervöse Grundsubstanz in Form des feinen durch das ganze Zentralnervensystem hindurchziehenden

Nervennetzes resp. Nervenfilzes zum großen Teil erhalten blieb, durch welche die Nervenenergie in gleichmäßigem Strome durchfließend die funktionelle Tätigkeit und den Zusammenhang aller zellulären Elemente des Körpers erhielt.

Überblickt man das Gesagte, so ergibt sich, daß die allgemeine Erscheinung der gekreuzten und ungekreuzten Nervenbahnen aus dem Gefüge des primitiv gebauten Nervensystems mit seinen späteren Konzentrationen und Isolierungen sowohl strukturell wie funktionell seine volle Erklärung findet.

Die Kreuzung der Nervenbahnen an sich hat also seine Ursache:

1. In der Grundgestalt des primitiven Nervensystems, dem Nervenplexus.
2. In der Grundgestalt des tierischen Körpers, der schlauchförmig angelegt ist, und der diese Grundgestalt auch ständig weiter behält.
3. In der funktionellen und strukturellen Anpassung des Nervensystems an diese tierische Grundgestalt und an alle die bilateralen Ein- und Ausbauten, welche der tierische Körper in seiner weiteren Entwicklung erhält.

Die Tatsache, daß im Zentralnervensystem vielleicht schon der Wirbellosen, sicher aber der Wirbeltiere, die Zahl der kreuzenden Fasern diejenige der nichtkreuzenden überwiegt, findet wohl auch schon aus der Gestalt des primitiven Nervengewebes seine Erklärung. Mag das Nervennetz nun ein anastomosierendes sein, wie die einen Forscher es deuten, mag es eine Durchflechtung von Fasern sein, wie die anderen es annehmen, das ist für unser Problem ganz gleichgültig. In beiden Fällen überkreuzen sich die Fasern entweder locker oder netzförmig. Es ist wohl ganz natürlich, wenn man annimmt, daß die aus diesem Netze sich erst isolierenden und sich dann zu kleinen Bahnstrecken zusammenballenden, oder die im Geflechte schon isolierten und also sich gleich zu kleinen Einheiten zusammenballenden Fasern der vorliegenden und ererbten Richtungstendenz ihres Verlaufes der Mehrzahl nach weiter folgen, d. h. daß sie sich in ihrem isolierten Verlaufe zum großen Teil weiterkreuzen. Bei dieser Isolierung werden sich Nervenfibrillen zu stärkeren Fasern zusammenschweißen. Die stärkeren können sich wieder Y-artig teilen, wobei der eine Ast homolateral, der andere heterolateral weiterzieht und so Kreuzungen überall zustande kommen.

Aber außerdem war zur Erzeugung der vielen Kreuzungen noch der Umstand so wichtig, daß das Zentralnervensystem einen röhren-

förmigen Kanal (den alten Digestionstraktus) umlagert und sich mit ihm konsolidiert hatte. Wie in den ersten Anfängen der Zentralisation bei den niederen Würmern die Nervenbahnen einen Ring um den oralen Ausgangsteil des Digestionstraktus bilden und aus diesem Ring naturgemäß auch immer viele von der Gegenseite kommende Fasern in die Mundanhänge gehen, so müssen später, wo das ganze Zentralnervensystem das zentrale Rohr ringförmig umgibt, die isolierenden Nervenbahnen konzentrisch ringförmig um diesen Kanal laufen und müssen, wenn sie sich von beiden Seiten begegnen, an der Begegnungsstelle überkreuzen. Solche bogenförmig verlaufenden Fasern sieht man dementsprechend in ganz charakteristischer Weise, wenn sie aus einer Station herausgekommen sind, in verschieden weiten Abständen um den Kanal herumlaufen und zumeist im ventralen Teil der Nervenmasse sich in der Mittellinie überqueren. Von solcher Überkreuzungsstelle gehen die Bahnen dann entweder im gleichen Niveau zur Peripherie oder sie laufen eine kürzere oder längere Strecke — und zwar eine um so längere, je weiter sich das Zentralnervensystem entfaltet hat — in der Achse entlang zu ihnen sich anreihende und funktionell zugehörige Stationen. Daß die Bahnen sich mehr in der ventralen Region überkreuzen, liegt daran, daß diese Region die Hauptmasse der nervösen Substanz enthält, während die dorsale Region dünn, stellenweise epithelartig bleibt.

Der Übergang der Bahnen über die Mittellinie in verschieden schräger Richtung ist, wie man sieht, erst möglich geworden, als die einzelnen isolierten Ganglien zu einer einheitlichen Gesamtmasse sich verschmolzen hatten. Der Unterschied zwischen Kommissur und Kreuzung ist demnach kein prinzipieller, sondern nur ein distanzieller. Beide haben das Gemeinsame, daß es Fasern sind, die von einer Seite über die Mittellinie zur anderen Seite hinübergehen, wobei die Kommissurenfasern den kürzesten Weg einschlagen, um die kontralaterale Seite zu erreichen und dort unmittelbaren Anschluß zu gewinnen. Es ist nur in wenigen Fällen auf histologischem Wege möglich, die sog. Kommissurenfasern von den Dekussationsfasern zu trennen und man kann da sehr willkürlich verfahren. Man stützt sich bei der Unterscheidung der beiden Faserarten auf ein funktionelles Moment. Diejenigen Fasern, welche zwei bilaterale homologe Zentren miteinander verbinden, nennt man Kommissurenfasern, und diejenigen, welche zwei heterologe vereinigen, nennt man Kreuzungen. Dabei entsteht aber die Schwierigkeit, was als einheitliches homologes Zentrum zu gelten hat. Je kleiner dieses Zentrum genommen wird, d. h. je mehr größere Zentralgebiete in kleinere zer-

spalten werden, um so geringer wird die Zahl der Kommissuren — und um so größer die Zahl der Dekussationsfasern werden und umgekehrt, und im Extrem kann das dazu führen, daß man entweder nur Kommissuren- oder nur Dekussationsfasern geiten läßt. Das beste Beispiel dafür ist das Balkensystem. Nimmt man jede Hemisphäre als ein abgeschlossenes einheitliches Ganzes, so sind natürlich die beide Hemisphären miteinander verbindenden Fasern Kommissurenfasern. Nimmt man aber in jeder Hemisphäre getrennt gelagerte einzelne Zentren an, die selbstverständlich zu einer größeren Einheit zusammengefaßt sind, und berücksichtigt man, daß die von einer Hemisphäre zur anderen hinübergehenden Balkenfasern nicht nur die genau sich entsprechenden einzelnen Zentren der beiden Hemisphären miteinander verbinden, sondern daß durch diese Fasern ein einzelnes Zentrum der einen Hemisphäre mit verschiedenen, weit voneinander entfernt liegenden Einzelzentren der anderen Hemisphäre verbunden ist (Cajal), so kann man das Balkensystem als ein gemischtes System von Kommissuren- und Kreuzungsfasern auffassen, wobei naturgemäß wieder die kreuzenden die kommissuralen an Zahl ganz bedeutend überwiegen. Denke ich mir nun die ganze übrige Hirnachse gewissermaßen anatomisch und funktionell als ein Gegenstück zu den Hemisphären, so habe ich dasselbe Verhältnis, d. h. auch zwei im Gegensatz zu den Hemisphären zu einer, sagen wir, niederen Einheit zusammengefaßten zentralen Nervenmasse mit wer weiß wie vielen Einzelzentren. Diese sind jederseits in der ganzen Medianlinie zwar nicht durch eine so kompakte Lage von querlaufenden Fasern, wie es der Balken ist, sondern durch verschieden zersplitterte und einzeln lagernde kommissurale und kreuzende Faserbündel verbunden. Vergleicht man die Verhältnisse so, dann ist der Unterschied zwischen Kommissurenfasern und kreuzenden Fasern ein rein äußerlicher. Daß beide Faserarten von der einen auf die andere Seite übergehen, entspringt aus der gleichen Ursache. Beide nehmen ihren Ursprung aus der netz- resp. geflechtartigen Verbindung der Nervenelemente bei den niederen Formen der Wirbellosen.

Es ist zuletzt noch die Frage zu beantworten, welches die Ursache ist, daß im Zentralnervensystem neben unvollständig kreuzenden Bahnen auch vollkommen kreuzende existieren.

Man muß sich freilich darüber klar sein, daß die Zahl der total kreuzenden Bahnen im Zentralnervensystem, wenigstens soweit sie ein einheitliches funktionelles System darstellen, bei den höheren Tieren und beim Menschen eine recht beschränkte ist. Wie das

Verhältnis bei den niederen Wirbeltieren ist, darüber herrschen recht verschiedene Ansichten. Aber ebenso wie es unrichtig ist, daß die Leitungsfasern bei den Wirbellosen fast ausschließlich homolateral verlaufen, so ist es auch nicht richtig, daß die Bahnen bei den niederen Wirbeltieren ausschließlich heterolateral, also gekreuzt, verlaufen, daß, wie Cajal anführt, die totale Kreuzung das Primäre und die teilweise Kreuzung erst sekundär aus der totalen entstanden ist. Cajal ist zu dieser falschen Einstellung gekommen, weil er die Sehnervenkreuzung zum Ausgangspunkt seines Lösungsversuches des Problems gemacht hat, und weil er der Ansicht ist, daß diese Kreuzung auch alle anderen verursacht hat. Daß diese Annahme ganz unhaltbar ist, glaube ich durch die voranstehenden Darlegungen erwiesen zu haben. Wo totale Kreuzungen vorhanden sind, da sind sie entweder aus partiellen hervorgegangen oder es liegen wahrscheinlich vereinzelte besondere Bildungen vor, deren Zustandekommen noch umstritten ist. Cajal beruft sich für seine Annahme auch auf Untersuchungen von Edinger an niederen Wirbeltieren. Indessen, wenn sich Edinger im Cajalschen Sinne geäußert haben sollte, so ist er wohl auch einem Irrtum unterlegen. Ich habe schon vorher (S. 82) die Verhältnisse dargestellt, wie sie am Rückenmark vom Ammocoetes von Kolmer und Ariens Kappers und an der Froschlarve von van Gehuchten geschildert wurden, und ich möchte zum weiteren Gegenbeweis hier nur noch einiges aus der zusammenfassenden Schilderung anführen, die Johnston über das Gehirn der Anamnier gibt. Aus dieser Zusammenstellung greife ich nur das heraus, was der Autor über den Faserverlauf im Zwischen- und Mittelhirn anführt, wobei die Ausdrücke „gekreuzt“ und „nichtgekreuzt“ und sinnentsprechende Angaben durch Sperrdruck von mir hervorgehoben sind:

1. Mittelhirn. „Die Wurzelfasern von III kreuzen wahrscheinlich immer teilweise. Diese Kreuzung ist größer bei Petromyzon als bei höheren Formen. Die IV Nerven verlaufen immer dorsal durch die Seitenwände des Mittelhirns und kreuzen bei ihrem Austritt an der Dorsalfläche zwischen dem Tectum und Cerebellum. Der größte Teil der Basalregion besteht aus kreuzenden Längsfaserbahnen, welche denen in der Basis der Medulla oblongata entsprechen. — Die aufsteigenden Trakte zum Tectum sind aus inneren Bogenfasern von den somatisch-sensorischen Zentren der Medulla und des Rückenmarks zusammengesetzt, welche entweder unmittelbar nach dem Austritt aus ihren Kernen kreuzen, oder nachdem sie nach vorn zur Basis des Mittelhirns gelangt sind. Fasern vom Vorderende des Acusticums oder Cerebellums kreuzen direkt in der Basis des Mittelhirns. Die absteigenden Trakte sind für die motorischen Kerne der Medulla und des Rückenmarks bestimmt. Die kreuzenden Bahnen bilden in der Basis des Mittelhirns eine besondere Schwellung der ventralen Kommissur des

Markes und der Medulla, die unter dem Namen der Commissura ansulata bekannt ist.

Das sekundäre somatisch-sensible Zentrum bildet den größten Teil des Tectums. Es besteht aus großen Zellen von sehr verschiedener Form. Die Fasern, welche von diesen Zellen ausgehen, bilden den Tractus tecto-lobaris, den Tractus tecto-bulbaris und den Tractus tecto-cerebellaris. Diese Bahnen entspringen alle von der tiefen und der oberflächlichen Faserschicht. Der Tractus tecto-lobaris entsteht teilweise oder ganz in der Form von Kollateralästen von den Fasern des Tractus tecto-bulbaris. Er geht zu den Wänden der Lobi inferiores, wobei ein großer Teil desselben in der postoptischen Kreuzung und in der Commissura ansulata auf die gegenüberliegende Seite übertritt. Der Tractus tecto-bulbaris geht nach der latero-ventralen Seite der Medulla und entsendet Kollateralen und Endverzweigungen zu den motorischen Zentren der Medulla und des Rückenmarks. Er kreuzt teilweise in der Commissura ansulata. Der Tractus tecto-cerebellaris geht zu allen Teilen des Cerebellums. Außer den erwähnten Faserbahnen muß die große dorsale Kreuzung genannt werden, welche die beiden Hälften des Tectums auf seiner ganzen Länge verbindet. Diese Kreuzung enthält wahrscheinlich echte Kommissuralfasern zwischen den beiden Seiten des Tectums, aber es ist nicht bestimmt bekannt, ob die Fasern alle von dieser Art sind, oder ob sie teilweise kreuzende Fasern sind, bestimmt für andere Teile des Gehirns.“

2. Zwischenhirn. „Die Nuclei habenulae empfangen den Tractus olfacto-habenularis von den olfaktorischen Kernen des Vorderhirns, dessen Fasern mehr oder weniger vollständig in der oberen Kommissur kreuzen. Allem Anschein nach kreuzt ein beträchtlicher Teil des rechten Bündels nicht, sondern endet auf derselben Seite, und so erklärt sich die größere Ausdehnung des rechten Kernes. Der Hypothalamus empfängt Fasern von den olfaktorischen Kernen des Vorderhirns, den Tractus olfacto-lobaris, welche in jeder Weise denen des Tractus olfacto-habenularis ähnlich sind. Sie verteilen sich zu allen Teilen des Hypothalamus. Der Hypothalamus besteht aus zwei Kernen, den Lobi inferiores und dem Corpus mammillare. — Die Neuriten der Zellen der unteren Lappen verlaufen zum Teile nach vorne und aufwärts und kreuzen hinter dem Chiasma, zum Teil aufwärts und rückwärts ohne Kreuzung. Die direkten und gekreuzten Bahnen verlaufen durch das Mittelhirn nahe beieinander und enden im Cerebellum und der Medulla oblongata. Tractus lobo-bulbaris et cerebellaris. Die Neuriten vom Corpus mammillare gehen teilweise zur Medulla: Tractus mammillo-bulbaris, teilweise zum Epistriatum: Tractus lobo-epistriaticus. Ein Teil dieser Bahnen kreuzt in der vorderen Kommissur, außer bei Petromyzon, wo die Kreuzung hinter dem Chiasma stattfindet. Ähnliche Kreuzungen eines Teiles des basalen Bündels hinter dem Chiasma sind in anderen Formen beschrieben worden. — Die Lobi inferiores empfangen auch große Bahnen vom Tectum direkte und gekreuzte. — Die optischen Trakte treten in die Basis des Zwischenhirns ein, erleiden eine vollständige Kreuzung und enden in verschiedenen Kernen der gegenüberliegenden Seite.“

Diese phylogenetisch alten Bahnen zeigen also teils Kreuzung, teils homolateralen Verlauf. Diesen doppelseitigen Verlauf zeigen

diese phylogenetisch alten Bahnen nicht nur bei den niederen Wirbeltieren, sondern auch bei den höheren wohl bis herauf zum Menschen. Dafür spricht der Gegensatz des mehr doppelseitigen Symptomenbildes bei Betroffensein der zum extrapyramidalen System gehörigen Faseranteile gegenüber dem mehr einseitigen bei Betroffensein des pyramidalen Systems. Dafür sprechen die experimentellen Untersuchungsergebnisse von Graham Brown und Kinnier Wilson, über welche letzterer Autor in einer erst ganz kürzlich erschienenen ausgezeichneten Arbeit folgendermaßen berichtet: „In respect to the mesencephalon, note worthy motor reactions are obtainable in the decerebrate animal. We owe largely to the work of Graham Brown our knowledge of this part of the subject. Unipolar stimulation of the cross section of the midbrain obtained by decerebration at the level of the anterior colliculi (anterior corpora quadrigemina), at a point entirely dorsal to the corticospinal tract in the crus, constantly produces a definite, specific postural motor reaction on the part of the animal experimented on. The area from which this result is invariably obtained is dorsal in the tegmentum and includes the region of the red nucleus, the part of the superior cerebellar peduncle running to it (tractus cerebellotegmentalis) and the posterior longitudinal fasciculus. The attitude is as follows: the head is tilted back and also twisted so that the face looks to the side stimulated; the homolateral arm is flexed and the opposite one extended; the leg of the same side, on the contrary, is extended and the opposite one flexed (as a rule); the tail erects and is bent to the stimulated side. The back is usnally slightly convex to the opposite side. When stimulation has ceased, the posture may continue unchanged for many seconds, even minutes. From the appropriate area on the opposite side the posture is obtained reversed.“

Alle diese Ergebnisse sind nur zu erklären durch den doppelseitigen Faserverlauf, wobei die kreuzenden Fasern überwiegen.

Die meisten Leitungsbahnen sind also nicht einheitlich, d. h. entweder gekreuzt oder nicht gekreuzt, sondern sie sind gemischter Natur. Zu diesen gemischten Systemen gehören sowohl phylogenetisch alte wie auch junge Bahnen, z. B. das Hintere Längsbündel einerseits und die Schleifen-Pyramidenbahn andererseits.

Das Hintere Längsbündel ist wohl das älteste Fasersystem im Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Edinger sagt von ihm (7. Aufl. des Lehrb. p. 248): „Es muß ein sehr wichtiges Bündel sein, zum Grundapparate des ganzen Mechanismus gehören,

denn es ist von den Neunaugen an bis hinauf zum Menschen immer an gleicher Stelle vorhanden. Daß es ein uraltes System ist, geht auch daraus hervor, daß es in der Fötalperiode zuerst markreif wird (Hösel, Monatsschr. f. Psych. und Neurol., Bd. VII, 1899)."

Die Vermutung drängt sich auf, daß es aus den Längssträngen, resp. aus den Faserbündeln, welche die einzelnen Ganglien bei den Wirbellosen zu einer gemeinsamen Kette verbinden, entstanden ist. Auch bei den Wirbeltieren ist es eine gemeinsame Wegstraße, welche in der ganzen Hirn-Rückenmarksachse dicht ventral von der grauen Bodenmasse entlang zieht. Auf dieser Strecke verlaufen in seinem Bereich verschiedene Faserzüge eine kürzere oder längere Strecke teils auf-, teils abwärts, welche die einfachen niederen Lebenszentren miteinander in Verbindung setzen. Der Verlauf dieser Fasern ist ein teils gekreuzter, teils ungekreuzter. Dieser Verlauf ergibt sich aus der Herleitung des Systems von den Wirbellosen ganz von selbst.

Die Pyramidenbahn und die Schleifenbahn (Rindenschleife) sind wohl die jüngsten unter den Projektionssystemen. Ebenso wie sie in der Hemisphäre ein gemeinsames sensomotorisches Zentrum besitzen, so bilden sie gemeinsam mit ihren subkortikalen Kernen ein funktionell zusammengehöriges Fasersystem, und man geht wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß sie sich gemeinsam aus dem mehr allgemeinen sensibel-motorischen Systeme herausgebildet haben. Die Isolierung ist bei beiden Systemen, vielleicht selbst beim Menschen, noch keine absolut vollständige geworden, weshalb auch noch keine vollständige, aber eine sehr hochgradige Kreuzung besteht. Die beiden Bahnen haben sich mit den wachsenden Hemisphären nach und nach vergrößert, und ihre Wegstrecke hat sich allmählich verlängert. Bei Vergleich der niederen Säugetiere mit den höheren und dem Menschen kann man die Zunahme ihrer Faserareale und das Hinabsteigen der Pyramidenbahn in das Rückenmark gut verfolgen. Beim Igel und bei der Fledermaus z. B. existieren nur ganz winzige Hinterstrangskerne, und es ist demgemäß bei diesen Tieren nur eine ganz mäßige Schleifenkreuzung vorhanden. Die Hinterstrangskerne entstanden an der unteren Grenze der Medulla oblongata wahrscheinlich wegen der Beziehungen, die sie auch zum Kleinhirn haben, und blieben hier ständig liegen. Von diesen Kernen gingen wie überall Bogenfasern um den Kanal, um sich ventral im gleichen Niveau zu kreuzen. Eine Pyramidenkreuzung ist aber bei diesen Tieren kaum zu beobachten. Das erkennt man schon ziemlich deutlich an normalen Weigert-Pal-Präparaten. Es ist aber das Fehlen der Pyramidenkreuzung

beim Igel und bei der Fledermaus auch noch experimentell von meinem Schüler van der Vloet festgestellt worden, indem dieser Autor nach Exstirpation einer Hemisphäre die Pyramidenbahn mittelst der Marchischen Methode nur bis zum unteren Ende der Medulla oblongata verfolgen konnte. Für die mehr differenzierten Gesichts- und Zungenbewegungen hat sich bei den genannten Tieren schon das Schleifen-Pyramidensystem aus dem allgemeinen sensibel-motorischen System heraus isoliert, für die Rumpf- und Extremitätenregion aber noch nicht. Im Laufe der Phylogenese entwickelte sich nun auch dies besondere System für die Extremitäten in dem Maße, als sie feinere Tastempfindungen und feinere intendierte Bewegungsaktionen erwarben. Die Hinterstrangsfasern vermehrten sich nach und nach, und die Pyramidenfasern, bisher bis an die untere Grenze des verlängerten Marks angekommen, stiegen in letzteres herunter. Da sich an dieser Grenze die Schleifenkreuzung schon angelegt hatte, so paßte sich das entsprechende motorische System dieser Kreuzung an (s. Flechsig S. 6), d. h. seine Fasern gingen hier gleichfalls eine kompakte Kreuzung ein, wobei sie nun gleichfalls bogenförmig um den Zentralkanal laufen. Mit der wachsenden Zahl der Fasern aus beiden Systemen nahmen diese Kreuzungen immer mehr an Masse zu. Die absteigenden Pyramidenfasern waren mit den sensiblen zunächst so eng verbunden, daß sie zuerst auch in die Hinterstränge hinabstiegen. Man kann ihre Lagerung in der Kuppe der Hinterstränge noch bei verschiedenen niederen Säugetieren (z. B. bei der Ratte) beobachten. Mit der Vermehrung der Hinterstrangsfasern nahmen diese den Raum der Hinterstränge immer mehr ein und drängten naturgemäß die sich gleichfalls vermehrenden Pyramidenfasern in die Nachbarschaft, also in den angrenzenden Teil der Seitenstränge hinein.

Betrachtet man dieses zerebrale sensibel-motorische System noch etwas näher, so läßt sich vielleicht feststellen, warum die Kreuzung der Pyramidenfasern eine so wechselnde ist, indem sie einmal in kompakter Masse, an einer lokalen Stelle, das andere Mal in kleinen Bündeln in der ganzen Ausdehnung des Hirnstammes und Rückenmarks kreuzen. Das wird nur verständlich, wenn man sie gleichsam als Zwillingsbruder der Rindenschleife betrachtet. Beide Systeme laufen von der Hirnrinde immer dicht beieinander. Das tritt bei niederen Säugetieren noch deutlicher in Erscheinung als bei höheren und beim Menschen. Unterhalb des Hirnschenkelfußes ist die Vergesellschaftung ihrer zum Kopfe gehörigen Anteile so stark, daß der motorische Teil vom sensiblen sich schwer abgrenzen läßt, und im

Rückenmark liegen bei niederen Säugetieren die Pyramidenfasern im Hinterstrang in dichter Nachbarschaft mit den sensiblen Bahnen. Man kann die Pyramidenbahn somit in drei Abschnitte teilen: a) der zu den motorischen Hirnnervenkernen gehörige Abschnitt, b) der zur Oblongataschleife gehörige Teil, c) der auf die feineren sensiblen Erregungen speziell der Hand reagierende Abschnitt.

a) Der zur Muskulatur des Kopfes gehörige Pyramidenteil kreuzt sich in einzelnen Bündeln, weil es sein zugehöriger sensibler Bruder auch tut. Der sensible Kern des Trigeminus dehnt sich als schmale graue Säule durch die ganze Medulla oblongata und die kaudale Ponshälfte aus, und von dieser langen Säule entspringen außer Reflexfasern zerebralwärts strebende sensible Fasern einzeln resp. in kleinen Bündeln und kreuzen die Mittellinie. Diesen einzeln kreuzenden Thalamusschleifenfasern haben sich die entsprechenden Pyramidenbahnen vollkommen in ihrem Verlaufe angepaßt.*) Am Kopf sind aber noch die speziellen zentralen sensorischen Bahnen zu berücksichtigen (Optikus-Akustikusleitungen etc.), mit denen wiederum speziell zentrale motorische Bahnen vergesellschaftet sind (Augenmuskelbahnen, zentrale Bahnen für Ohrbewegungen etc.). Auch diese Brüderpaare sind wahrscheinlich in ihrem Verlaufe und in ihren Kreuzungen gleichartig aufeinander eingestellt. So entspringt wahrscheinlich vom Okzipitallappen eine motorische Bahn, welche eine Strecke lang mit der Sehbahn verläuft, um sich dann von ihr zu trennen und zu den Augenmuskelkernen zu laufen. Das geht wohl unzweifelhaft daraus hervor, daß sich bei Reizungen des vorderen Abschnittes des Okzipitallappens (Hund, Affe) Seitwärtsbewegungen der Augen nach der gekreuzten Seite erzielen lassen. Und ähnlich wird es mit der motorischen Bahn sein, die speziell anspringt, wenn Reizungen am Temporallappen ausgeführt werden.

b) Der zur Oblongataschleife gehörige Pyramidenteil hat sich der kompakten Kreuzung der Schleife an der unteren Grenze der Medulla oblongata angepaßt und kreuzt dicht kaudal von ihr. Die Kreuzung der Schleife an dieser Stelle ist wiederum bedingt durch die lokale Lagerung der Hinterstrangskerne an der genannten Stelle. Und die Hinterstrangskerne haben sich wahrscheinlich an dieser Stelle ausgebildet, weil sie auch Beziehungen zum Kleinhirn und event. zu anderen Oblongatakernen haben. Zwischen beiden unter b) zusammengefaßten Faserarealen besteht wahrscheinlich eine enge funktio-

*) Ich halte die Ansicht Ariens Kappers, daß nur die vom Hauptkern des V. zum Thalamus ziehenden Fasern die Leiter der höheren Sensibilität aus der Kopfregion sind, für nicht genügend gestützt.

nelle Korrelation, die sie in ihrer Lagerung und in ihrem Verlaufe so nahe zusammengebracht hat. Beide Systeme gehen bei der Kreuzung immer bogenförmig um den Hohlraum der Hirnachse herum.

c) Der auf die feineren sensiblen Erregungen speziell der Hand reagierende Abschnitt der Pyramidenbahn ist wahrscheinlich im Vorderstranganteil vertreten. Diese Vermutung drängt sich unwillkürlich auf durch die Tatsache, daß man diesen Anteil nur bei den Affen und beim Menschen findet, und zwar so, daß er beim Menschen ungleich stärker ist und auch tiefer ins Rückenmark hinabsteigt als bei den Affen. Die Fasern dieses Abschnittes kreuzen wiederum in einzelnen kleinen Bündeln, indem sie durch die sog. vordere Kommissur bogenförmig ins Vorderhorn der anderen Seite ziehen. Warum tun sie das in dieser Weise? Nun wahrscheinlich deshalb, weil sie Beziehungen zu sensiblen Fasern haben, die nicht mit den Hinterstrangskernen, sondern mit der sich lang hinziehenden grauen Substanz der dorsalen Rückenmarkssäule in Verbindung stehen. Beachtenswert ist noch die Tatsache, daß der Pyramidenvorderstrang beim Menschen sowohl in seiner Stärke wie in seiner Lagerung (bald mehr rechts, bald mehr links) Schwankungen unterliegt. Es wäre vielleicht lohnenswert, zu untersuchen, ob sich in der verschieden starken Ausprägung dieses Pyramidenanteils nicht nähere Beziehungen zur Rechts- resp. Linkshändigkeit auffinden ließen.

Bei der soeben vorgenommenen Analyse der verschiedenen Kreuzungsarten der einzelnen Pyramidenanteile wird deren Verlauf ohne weiteres verständlich. Die speziellen Verhältnisse passen sich dem Vorgange und dem Werden der allgemeinen Kreuzungen im Zentralnervensystem vollkommen an.

Daß die Pyramidenbahn noch kein vollständig kreuzendes Fasersystem ist, beweisen die klinischen und pathologisch-anatomischen Erfahrungen. Man findet bei einseitiger Apoplexie auch immer eine, wenn auch nur geringe, Mitbeteiligung der homolateralen Körperhälfte.

So konnte ich erst kürzlich folgenden Fall beobachten: Bei einem ca. 62 Jahre alten Manne, der vorher vollkommen gesund war, und der keine Lues gehabt hatte, entwickelte sich langsam bei vollem Bewußtsein im Verlaufe von 2—3 Wochen eine immer stärker werdende Hemiplegie der linken Körperhälfte. Gelähmt waren linke untere Gesichtshälfte, linke Zungenhälfte, linker Arm und linkes Bein. Links fehlten die Bauchreflexe, während die Sehnenreflexe an der linken Körperhälfte noch keine nennenswerten Veränderungen zeigten. Am rechten Bein war der Patellar- und Fußsohlenreflex nicht

auslösbar. Dieses Bild zeigte sich also in einem ganz frischen Falle. Aber auch in älteren Fällen findet man gewöhnlich leichte homolaterale Veränderungen, so eine erhebliche Steigerung der Sehnenreflexe am homolateralen Bein.

Auch bei einseitiger Degeneration der Pyramidenbahn findet man gewöhnlich eine leichte Aufhellung, d. h. einen geringen Verlust von markhaltigen Fasern, im gleichseitigen Pyramidenseitenstrang als Beweis dafür, daß ein kleiner Teil der Pyramidenfasern homolateral verläuft.

Einen experimentellen Beitrag für das Bestehen gekreuzter und ungekreuzter Pyramidenfasern erbrachte erst kürzlich wieder Mingazzini, indem er bei Affen die Nervi hypoglossi und die glossomotorischen Rindenzentren exstirpierte. Nach seinen Untersuchungen enden sowohl gekreuzte wie ungekreuzte Pyramidenfasern im Hypoglossuskern, die ungekreuzten an der dorsalen Zellgruppe des mittleren Drittels des Kerns, die gekreuzten an der lateralen Zellgruppe des mittleren Drittels, an der ventralen Gruppe des distalen und an der medialen Gruppe des proximalen Drittels.

Zu den noch nicht total kreuzenden Systemen gehört wohl auch die Faserung der Bindearme, deren Hauptmasse sich im Mesenzephalon kreuzt. Dieses gewaltige System hat sich auch erst mit der Zunahme des Kleinhirns und dem Auftreten des nucleus ruber kondensiert und isoliert. Das Kleinhirn der Teleostier muß nach Schaper als eine bilateral symmetrische Anlage betrachtet werden, die vom Boden und den Seitenwänden des vierten Ventrikels entsteht und sekundär das Dach einschließt und so den falschen Eindruck eines medianen Ursprungs des Organs geben kann. Nach Johnston besteht das primitive Akustikum aus großen Zellen, aus denen sich wohl später die Purkinjeschen Zellen entwickeln, ferner aus Körnern und aus kleineren Zellen. Vor dem chorioidalen Dach des IV. Ventrikels bildete sich eine starke Kommissur, welche die Akustika der beiden Seiten miteinander verband. Diese dorsale Kommissur bildete die erste Anlage des Zerebellum. Indem einige Zellen aus dem Akustikum zur Kommissur hinwanderten, entstand das Zerebellum von der Art, wie man es bei Protopterus (Lurchfisch) und den Urodelen findet. Auch das Kleinhirn von Petromyzon besteht aus einer kleinen dorsalen Leiste, welche die Akustika der beiden Seiten verbindet, und sein Bau ist dem des Akustikums wesentlich ähnlich. Es nimmt die Wurzelfasern der somatisch-sensiblen Nerven wie bei Acipenser auf und nur ein anderes kleines Bündel (von den Lobi inferiores) tritt ein. Die Neuriten lassen sich

deutlich latero-ventralwärts durch das Akustikum oder weiter vorwärts zusammen mit den Neuriten von Zellen des Akustikums verfolgen. Man nimmt an, daß die Neuriten der Purkinje-Zellen ebenso wie die des Akustikums als innere Bogenfasern zum Tectum opticum gehen.

Aus der grauen Masse, aus welcher Dorsalhorn und die akustische Region sich bildete, entwickelt sich also auch zunächst das winzige Kleinhirn, das Beziehungen zu den sensiblen und sensorischen Sphären gewinnt, und das um so größer wird, je größer diese sensiblen Gebiete allmählich werden. Die Verbindungsfasern mit diesen Gebieten kreisen zunächst um den Hohlraum, hier also um den IV. Ventrikel bogenförmig herum, kreuzen sich dabei, um sich dann in die Längsrichtung zu begeben und Anschluß an verschiedene graue Massen zu gewinnen. Durch Größerwerden dieser grauen Massen, durch Auftreten neuer kondensieren sich Fasern zu Bündeln, und es tritt naturgemäß auch eine Verschiebung der ursprünglich mehr im Niveau des primitiven Kleinhirns gelegenen Kreuzungen der Bogenfasern nach vorwärts oder rückwärts, nach dorsal oder ventral ein. Da das Kleinhirn eine allgemeine Funktionsbedeutung erlangt, so gewinnt es außerordentlich vielseitige Verbindungen mit der ganzen Hirnachse. Über diese zahlreichen Verbindungen bei niederen Vertebraten werden wir z. B. durch bedeutsame Arbeiten von Edinger unterrichtet. Unter allen älteren Verbindungen konsolidiert sich in der aufsteigenden Tierreihe am mächtigsten diejenige der Bindearme, und ihre Kreuzung ist in die Nähe desjenigen Kerns gerückt, in den sich die Hauptmasse ihrer Fasern ergießt.

Wenn nun die Pyramidenbahn und der vordere Kleinhirnschenkel auch noch nicht zu den total kreuzenden Bahnen gehören, so gibt es im Zentralnervensystem doch sicher solche total kreuzenden Fasersysteme. Wie ist deren Verlauf zustande gekommen? Eine Andeutung findet sich schon in dem, was soeben über die Schleifen-Pyramidenbahn gesagt worden ist. Bei einzelnen dieser Bahnen haben Isolierungsvorgänge stattgefunden, die mit einer allmählich sich verändernden und verfeinernden Funktion verbunden waren, genau so wie umgekehrt durch Funktionsänderungen eine total kreuzende Bahn sich in eine partiell kreuzende verwandeln kann (Optikuskreuzung). Man darf wohl annehmen, daß bei den niederen Tieren sowohl die Sinneseindrücke von mehr allgemeiner, verschwommener Natur sind, die von einem locker zusammenhängenden Gesamtsystem von Nervenfasern zum Zentralorgan hingeleitet werden, und daß auch die Muskelbewegungen mehr zusammenfassen-

der allgemeiner Natur sind, die ebenso von mehr lockeren Fasermassen aus dem Zentralorgan heraus angeregt werden. Diese Gesamtsysteme kreuzten sich nun zum Teil, zum anderen Teil blieben sie ungekreuzt. Die kreuzenden Fasern waren wohl von anfang an aus Gründen, die vorher auseinandergesetzt sind, in der Mehrzahl und wurden es im Laufe der Phylogenese noch immer mehr. Sobald nun die allgemeine Funktion eines solchen Fasersystems auf der niederen noch undifferenzierten Stufe blieb, änderte sich an der Konfiguration der Fasersysteme nur das, daß sie vielleicht entsprechend einem sich vergrößernden Körperumfange an Masse zunahmen. Sobald aber die allgemeine Funktion sich höher und schärfer entwickelte und sich dabei in bestimmte Abarten differenzierte, bildeten sich speziellere Zentren und spalteten sich besonders von den viel zahlreicheren kreuzenden Fasern Bündel in Sonderzügen ab, die nun ganz auf der gekreuzten Seite verliefen, während die anderen Fasern des Gesamtsystems die Semidekussation beibehielten. Belege hierfür bieten ja die sensiblen Systeme zahlreich genug. Solche Abspaltungen können sich nun ganz verschiedenartig vollziehen, teils in einzelnen zerstreuten Fasern, teils in stärkeren Bündeln. Letztere können sich, wenn die spezielle Funktion sich vergrößert, zu einem starken System herausbilden. Bei diesen langsamen Umwandlungen werden wahrscheinlich alle die Faktoren, die von Flechsig, Cajal, Wundt und von Spitzer angeführt sind, eine gewisse Rolle spielen, die man nur vermuten, aber nicht restlos in ihrer Wirkung einschätzen kann. Sie sind aber zweifellos sekundärer Natur, indem sie nur allmählich modifizierend gewirkt haben und noch immer weiter wirken, nachdem die allgemeine Ursache für die Kreuzung der Nervenfasern schon das ganze Gefüge nach dem bestimmten Plane eingerichtet hatte.

Unsere Kenntnisse darüber, ob ein Fasersystem wirklich total oder nur teilweise gekreuzt ist, sind bei der Mehrzahl der uns als total gekreuzt erscheinenden Systeme noch unsicher. Bei einer kleinen Anzahl von Fasersystemen können wir indes die totale Kreuzung wohl mit Bestimmtheit annehmen. Zu diesen gehört die Optikuskreuzung bei vielen niederen Wirbeltieren und die Trochleariskreuzung. Das Zustandekommen der Kreuzungen dieser beiden Fasersysteme soll im folgenden noch besprochen werden.

Das Auge hat sich im Laufe der Phylogenese, wie auch die anderen komplexen Sinnesorgane vermutlich durch Umwandlungen und Verschmelzungen von Sinneszellen ganz allgemeiner Art ge-

bildet. Wie die Gesamtentwicklung des tierischen Körpers von den niederen zu den höheren Stufen nicht in gleichmäßiger gerader Linie erfolgt ist, sondern wie sich von gewissen Stammformen verschiedene Seitenlinien abzweigten, die sich verschiedenartig weiter fortbildeten, so geschah es auch mit den einzelnen Sinnesorganen. Das Auge zeigt daher in der Phylogenese auch nicht eine gleichmäßige, in seinem Aufbau fortschreitende Entwicklung, sondern mannigfache Variationen. Unter den vielen Typen lassen sich nun zwei allgemeinere heraussheben, die man als Fazettentypus und Linsentypus unterscheiden kann.

Das Fazettenauge stellt ein Konglomerat von zahllosen fest aneinander liegenden Einzelaugen dar, deren Einzelglieder miteinander verschmolzen, aber doch wieder durch eine das Licht gar nicht oder wenig durchlassende Schicht, Pigmentschicht, getrennt sind. Die einzelnen Fazetten lassen, jede für sich, kleine Ausschnitte der Außenwelt eindringen, und durch solche zahlreichen Ausschnitte, die bis über 1000 an Zahl sein können, kommt dann ein ganzes, vielleicht mosaikartig zusammengesetztes Bild zur Perzeption. Da die Strahlen beim Fazettenauge nur gesammelt, nicht aber abgelenkt werden, so fallen auf die einzelnen Retinulae die Bildabschnitte wohl so, wie sie auch in der Außenwelt gestellt sind.

Bei dem Linsenauge, das sich wohl aus dem einfachen Napfauge gebildet hat, wird das Licht durch die Linse nicht nur gesammelt, sondern auch abgelenkt, so daß ein umgekehrtes Bild entsteht.

Bei den wirbellosen Tieren finden sich nun alle möglichen Augenarten vertreten, das Fazettenauge z. B. bei den Insekten, das Napfauge bei den Arachniden, das Blasenauge bei den in der Meerestiefe lebenden Alciopiden u. a., und das Linsenauge bei den Cephalopoden. (Fig. 40.)

Was nun den Verlauf der intrazerebralen Sehfasern bei den Wirbellosen anbetrifft, so sind die Verhältnisse darüber noch nicht so genügend geklärt, daß man ein sicheres Urteil gewinnen kann. Die aus dem Fazettenauge kommenden Sehfasern machen zwar nach Eintritt in ihren Lobus opticus auf jeder Seite drei Stationen und drei unilaterale Überkreuzungen durch, aber ob Kreuzungen in der Medianlinie des Gehirns zwischen den beiderseitigen aus den Lobi optici herauskommenden und im Gehirn weiterziehenden Fasern stattfinden, darüber ist nichts Sicheres bekannt. Gewöhnlich heißt es in den einzelnen Untersuchungen, daß beide Lobi optici durch Kommissuren miteinander verbunden sind. Anders scheint es sich bei den median gelegenen Augen zu verhalten, deren Sehfasern im Gehirn vielleicht eine Kreuzung erleiden.

Während nun bei den Wirbellosen der Sehnerv ein peripherer, gewöhnlich aus vielen kleinen separaten Bündeln bestehender Nerv ist, vergleichbar mit den Olfaktoriusbündeln der Wirbeltiere, ist der Optikus bei den letzteren ein intrazerebraler Faserzug. Bei den Wirbeltieren besteht genetisch zunächst eine vollständige Trennung des lichtaufnehmenden und lichtbrechenden Augenapparates. Ersterer ist ganz im Beginn der Entwicklung mit der vorderen Gehirnblase zu einer Einheit verschmolzen und aus dieser Einheit wächst dann der untere seitliche Teil blasenartig heraus und vereinigt sich peripherisch mit letzterem.

Das Wirbeltierauge hat sich wahrscheinlich aus einfachen Seh- und Pigmentzellen allmählich aufgebaut. Jedenfalls müssen die Retinazellen im Laufe der Phylogenese zunächst von der Peripherie zentralwärts gewandert und mit dem Zentralorgan verschmolzen sein, genau so, wie die allgemein sensiblen Zellen, die zunächst peripher lagen, immer mehr zentralwärts gewandert und schließlich ein Bestandteil des Zentralnervensystems geworden sind, aus dem dann wieder ein Teil ausgewandert und zum Spinalganglion geworden ist. Damit traten die Retinazellen in den Verband des Zentralorgans selbst und damit in den Verband des hier liegenden Nervengeflechtes.

Zur Aufhellung der Verhältnisse wäre es natürlich sehr erwünscht, wenn wir über den intrazerebralen Verlauf der Sehfasern bei den Wirbellosen genauere Kenntnisse hätten. Leider ist das nicht der Fall. Ergäbe sich z. B., daß die intrazerebralen Optikusfasern bei den Wirbellosen einen teils gekreuzten, teils ungekreuzten Verlauf haben und daß auch bei den niedersten Wirbeltieren nur eine partielle Kreuzung besteht*), dann wäre eine Brücke zu dem Verhalten der Optikuskreuzung bei den anderen Wirbeltieren geschlagen. Denn dann wäre aus der ursprünglich partiellen Kreuzung nach dem Gesetze der Isolierung zuerst die totale Kreuzung der Sehfasern entstanden und aus dieser würde sich bei höheren Wirbeltieren die immer weiter sich ausdehnende partielle Kreuzung den veränderten Funktionsverhältnissen nach herausgebildet haben.

Es muß aber auch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß bei der Verschmelzung der zunächst peripher gelegenen Retinae mit dem Zentralnervensystem, wie sie vorher angedeutet wurde, vielleicht Verlagerungen stattgefunden haben, wodurch dann auch

*) Rádl bemerkt in seinem Buche p. 447: „Es ist nicht festgestellt, daß sich die Sehnerven bei allen einfacheren Wirbeltieren total kreuzen: gerade für einige einfach organisierte Wirbeltiere (für die Cyclostomen, Dipnoer, Selachier) fehlt noch der einschlägige Beweis.

Überlagerungen der beiden Optici stattgefunden haben können. Dafür spricht der Umstand, daß die Optici bei niederen Tieren, z. B. bei den Fischen, einfach als ganze einheitliche Nervenstränge kreuzweise übereinander liegen, und daß sich erst nach und nach eine Durchmischung der Fasern herausgebildet hat. Das deutet mehr auf eine mechanische Ursache, die hier eingewirkt haben kann.

Einige Forscher, die sich eingehend mit der Entwicklung des Wirbeltierauges beschäftigt haben (s. darüber die Monographie von A. Froriep), nehmen an, daß das Wirbeltierauge als ganz primitives Sehorgan an der Körperperipherie gelegen und dort der direkten Einwirkung des Lichtes ausgesetzt war. Dieses primitive Organ sei dann bei der Einfaltung der Medullarplatte an der vordersten Stelle der Neuralplatte, an deren Seite es lag, mit in die sich zunächst bildende Rinne einbezogen worden und bildete dort eine Grube. Diese Augengrube ist, wie Froriep es veranschaulicht, an ganz jungen Embryonen, bei denen die Medullarrinne am vorderen Pol noch nicht geschlossen ist, in der seitlichen Wand sichtbar. Eine solche Wanderung der Sehschicht in die Medullarrinne würde es auch verständlich machen, warum die Stäbchen- und Zapfenschicht, die bei einzelnen Vertretern der Wirbellosen dem Lichte direkt zugekehrt liegt, im Auge der Wirbeltiere ihm abgewendet gelagert ist (siehe Rádl p. 36). Die Rinne hat sich dann geschlossen, und so wurde die Augengrube ein Bestandteil des vordersten Gehirnbläschens. Ein ähnliches Verhalten zeigt das Gehirn der Ascidienlarve, die in ihrem Hirnventrikel, der sog. Sinnesblase, das Sehorgan enthält (Fig. 44). Die Sehgrube wölbt sich dann, wie bekannt, als Augenblase jederseits seitlich aus der Gehirnblase heraus und sucht Anschluß an das Ektoderm. Sie nimmt bei dieser Wanderung nach der Peripherie retortenartige Gestalt an, d. h. sie besteht aus einem peripheren ballonartigen Teil, der durch einen schmalen, röhren-

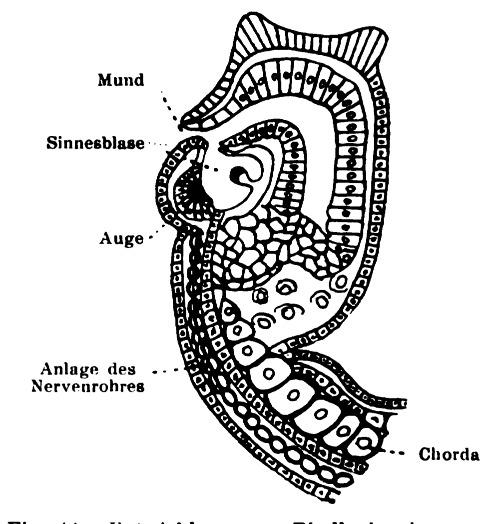


Fig. 44. Entwicklung von Phallusiopsis mammillata (Tunicata). Nach A. Kowalevski.

förmigen Abschnitt, dem Augenstiel, mit dem Zentralorgan verbunden ist. (Fig. 45.) Es geschieht nun, wie weiter bekannt ist, eine Invagination am basalen Teil dieses ganzen Gebildes, so daß eine Kapuzenform entsteht, wobei Kopf- und Halsteil dieser Kapuze aus je zwei Blättern bestehen, die sich aneinander legen. Das eingestülpte Blatt des Kopfteiles wird zur Retina und der Halsteil dient den aus den Retinazellen kommenden Sehfasern als Leitbahn, auf welcher diese dem Gehirn zustreben. Indem dann der Kopfteil der Kapuzenform sich, um bei dem Bilde zu bleiben, auch unter dem Kinn zusammenschließt und der Halsteil ebenso an der Vorderseite des Halses, ist die Gestalt des hinteren Bulbusteiles fertig und es wird begreiflich, warum die Sehfasern die innerste Schicht der Netzhaut bilden müssen, warum sie die Netzhaut durchbohren und dann gemeinsam im Stiel des Optikus verlaufen. Da die rinnenartigen Optikusstiele aus dem Vorderhirn seitlich ausgewachsen sind,

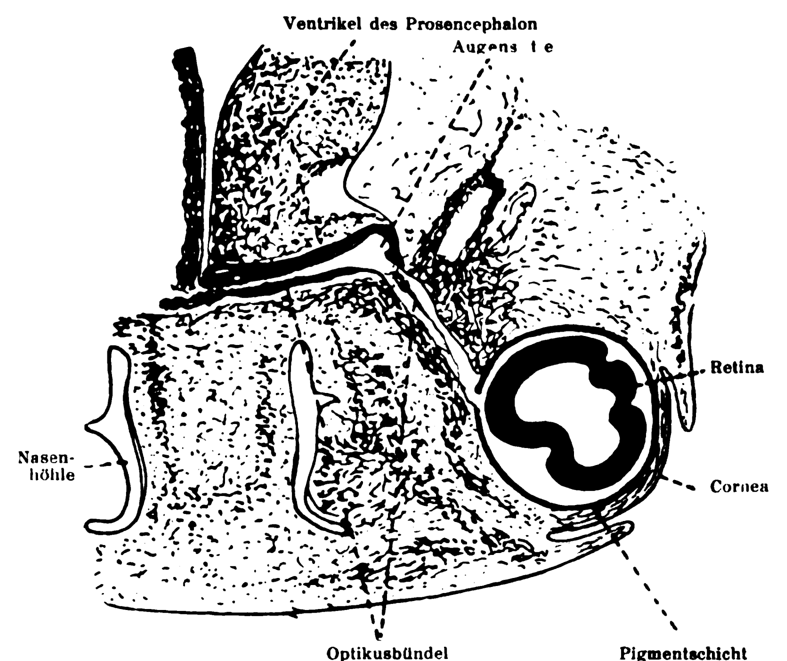


Fig. 45. Querschnitt durch Auge, Augenstiel und Augenblasenrest eines ca. 5 Wochen alten menschlichen Embryos.

so stoßen sie von beiden Seiten fast in querer Richtung aufeinander, und da sie als Leitwege den nach dem Gehirn strebenden Optikusfasern dienen, so begegnen sich die beiderseitigen Optici gleichfalls in fast querem Verlaufe. (Fig. 45.) So erscheint es wohl ganz natürlich, daß ihre Fasern sich an dieser Begegnungsstelle überqueren. Verfolgt

man die Fasern bis zum Tectum opticum, so kreisen auch sie um den Hohlraum des Mittelhirns herum. Diese Frorie p sche Erklärung paßt in meine Deutung des Zustandekommens der Faserkreuzungen vollkommen hinein. Ob auch schon bei den niedersten Wirbeltieren eine totale Kreuzung der Optikusfasern besteht, ist noch nicht sicher entschieden. Daß sich aus einer totalen Kreuzung im Laufe der Phylogenese aus mechanischen und funktionellen Gründen eine Semidekussation allmählich herausbilden kann, ist ebenso begreiflich, wie auch das Umgekehrte, daß aus einem partiell gekreuzten Fasersystem ein Teil der gekreuzten Fasern sich von der Gesamtfaserung so isolieren kann, daß es dann als ein total gekreuztes Bündel oder System verläuft.

Ebenso wie die totale Optikuskreuzung ist auch die vollständige Trochleariskreuzung eine Besonderheit. Auch über sie und überhaupt über den dorsalen Ursprung dieser Wurzel herrschen verschiedene Meinungen.

Über die Ursache des abweichenden dorsalen Verlaufes der Trochleariswurzeln, der sich durch die ganze Wirbeltierreihe verfolgen läßt, sind die verschiedensten Ansichten geäußert worden. Über diese Ansichten erhält man Aufschluß aus Arbeiten von Fürbringer und Dohrn, Froriep, Hoffmann, van Wijhe u. a.

Fürbringer sagt in seiner Arbeit p. 681 folgendes:

„Ganz abweichend nicht allein von den anderen ventralen, sondern überhaupt von allen Nerven des Körpers verhält sich der Trochlearis, der unter kompleter Kreuzung mit seinem antimeren Partner in ultra-dorsalem Verlaufe auf die andere Seite übertritt und erst dort zu seinem Muskel (Obliquus superior) geht. Von den — Erklärungsversuchen für diesen abweichenden Verlauf — halte ich — den eine sukzessive Umbildung aus einem sensiblen in einen motorischen Nerven postulierenden, weder für die Erklärung ausreichend, noch überhaupt annehmbar. — Ich bin geneigt, den M. obliquus superior von einem alten dorsalen Muskel abzuleiten, der ursprünglich mit dem ihm benachbarten Muskel der Gegenseite für die Bewegung des Parietalauges bestimmt war und mit der sekundären Rückbildung desselben und der höheren Ausbildung der paarigen Augen neue aberrative Muskelelemente (bei gleichzeitigem sukzessiven Schwund der alten, dem parietalen Auge zugehörigen) hervorgehen ließ, welche unter Kreuzung und dorsaler antimerer Überwanderung sich ganz in den Dienst der bleibenden Augen der Gegenseite stellten, somit eine Muskelwanderung zu statuieren, welche noch jetzt aus der als peripher zu beurteilenden Kreuzung der beiden

Nn. trochleares abgelesen werden kann. — Selbstverständlich will dieser Versuch der Erklärung nur eine Idee, ein Programm für künftige Untersuchungen sein."

Nach Dohrn kann von Fürbringers Doktrin des „Überwanderns aus einem Antimer in das andere und von der peripherischen" Kreuzung des Trochlearis keine Rede sein. Er meint, daß Fürbringers Versuch, hier einen ebenso unmöglichen wie völlig überflüssigen „cänogenetischen Vorgang" zu konstruieren, gänzlich verunglückt ist. Dohrn behält sich eine eingehende Darlegung der über den Trochlearis neu gewonnenen Resultate vor. Er fährt dann fort: „Hier sei nur so viel angegeben, daß ich im wesentlichen Frorieps Angaben über das Hervorgehen des Trochlearis aus isolierten Elementen der Ganglienleiste durchaus bestätigen kann; er wächst von der Peripherie her dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hinein und greift dabei in die Zellen des anderen Antimers hinüber, wodurch eben — eine zentrale Kreuzung seiner Fasern entsteht." Nach dieser Darstellung würde also die Trochleariskreuzung in gleicher Weise zustande kommen, wie sie von Froriep für die Optikuskreuzung angenommen wird. Während aber das Hineinwachsen sensibler Fasern aus ihren ausgesprengten Zellen in das Zentralorgan eine erklärliche und allgemein zu beobachtende Erscheinung ist, wäre die gleiche Erscheinung bei motorischen Fasern etwas ganz Ungewöhnliches und widerspräche vollkommen der Annahme von His, daß der Achsenzylinderfortsatz aus der ihm zugehörigen Zelle auswächst.

Zunächst läßt sich sagen, daß Oculomotorius, Trochlearis und Abduzens einen funktionell zusammengehörigen Innervationskomplex bilden. Von ihren motorischen Zentren bilden wenigstens bei den höheren Wirbeltieren Oculomotorius und Trochlearis eine einheitliche zusammenhängende Zellmasse, deren hinterer kleinerer Teil das Zentrum für den Trochlearis ist, während das Zentrum für den Abduzens etwas mehr kaudal liegt. Die zu diesen drei Zentren gehörigen Wurzelfasern zeigen etwas verschiedene Verhältnisse. Viele aus dem Oculomotoriuskern austretende Fasern kreuzen sich in der Medianlinie unmittelbar nach Austritt aus dem Kern mit denjenigen der Gegenseite, und zwar entsenden diejenigen Kernabschnitte die gekreuzten Fasern, welche unmittelbar vor dem Trochleariskern liegen. Die Wurzelfasern des Trochleariskerns haben als wahrscheinlich viscero-motorische Fasern (denn Muskel und Nerv sollen trigeminaler Herkunft sein) in ähnlicher Weise, wie es die spinalen viscero-motorischen Wurzeln bei niederen Vertebraten

zeigen, einen dorsalen Verlauf genommen resp. sie sind von dorsal eingedrungen und haben sich mit dem Oculomotoriusgebiet vereinigt. Sie kreuzen sich nicht wie die Oculomotoriuswurzeln direkt am Kern, sondern in einiger Entfernung von ihm im Velum medullare anterius.

Sie nehmen, ohne sensible Fasern zu sein, aber vielleicht, weil sie ehedem mit viscero-sensiblen Fasern reichlich vermischt waren, einen gleichen bogenförmigen Verlauf um den Ausgang des Aquaeductus, wie es sonst nur zentrale sensible Bahnen tun, treffen sich dabei in der Medianlinie, und zwar ihrem zentrifugalen Verlaufe entsprechend, am Velum und kreuzen sich. Man muß aber mit Gegenbaur bekennen, daß das Dunkel doch nicht ganz erhellt ist, welches die Eigentümlichkeit des Austrittes der Trochleariswurzeln umgibt.

An diesen beiden Beispielen, der Optikus- und Trochleariskreuzung, sieht man, wie ungeheuer schwierig es ist, für ein einzelnes Fasersystem zu bestimmen, warum es sich z. B. total kreuzt und warum es an der bestimmten Stelle in die Kreuzung eintritt. Unsere Kenntnisse von der Entstehung der einzelnen Faserzüge, ihrer gegenseitigen Verknüpfung und Funktion müßten weit vollkommener sein, als es zur Zeit ist, um eine befriedigende Aufklärung für diese Besonderheiten zu gewinnen. Man muß sich darüber klar sein, daß hier neben ganz allgemeinen Bildungsfaktoren noch spezielle für jedes System in Betracht kommen. Zu letzteren gehören speziell mechanische und funktionelle, auch solche, wie sie z. B. Ariens Kappers in seiner Neurobiotaxislehre zusammengefaßt hat, und wahrscheinlich noch viele andere uns unbekannte. Diese vielen Faktoren so zu enthüllen, daß der Verlauf einer bestimmten Bahn gleichsam als Resultante hervorgeht, ist zur Zeit einfach unmöglich, und ob das überhaupt jemals möglich sein wird, läßt sich bezweifeln.

Es läßt sich daher nur für die allgemeine Erscheinung der Kreuzungen der Nervenbahnen eine Ursache ausfindig machen. Diese Ursache resp. Anlage scheint mir in dem Gefüge des primitiven Nervensystems zu liegen, aus dem sich die späteren höheren Stadien entwickelt haben, und naturgemäß in Korrelation zur Gestalt des tierischen Körpers und seinen Funktionen so entwickeln mußten, wie sie es taten. Der von mir gegebene Lösungsversuch ist kein gekünstelter, kein willkürlicher, sondern ein einfacher und natürlicher, er ergibt sich nach den Grundlagen eigentlich ganz von selbst.

Wenn ich nun auch meine, daß mit der Herleitung eines recht komplizierten Gefüges aus einem verhältnismäßig einfachen ein ursächliches Moment für die Entstehung dieses komplizierten Gefüges, speziell der kreuzenden Bahnen, gefunden ist, so bin ich mir natür-

lich klar bewußt, daß die letzte Ursache für das Zustandekommen der Kreuzungen auch bei diesem Versuche uns verschlossen bleibt. Cajal hat wohl auch dasselbe im Sinne gehabt, als er sagte: „Es handelt sich hier nicht darum, die wirkende Ursache, die geheimen Ressorts physikalisch-chemischer Kräfte zu erforschen, welche diese Anlage geschaffen haben.“ In der Tat wird jedermann einsehen, daß es unmöglich ist, die feinen biologischen Faktoren aufzudecken, welche hierbei wirksam gewesen sind. Man müßte zunächst zu erforschen suchen, warum die erste Bildung des Nervensystems in jener netzförmigen Form geschehen ist. Man kann da nur Vermutungen hegen. Man kann annehmen, daß die Natur bestrebt war, bei größter Sparsamkeit des Raumes den höchstmöglichen Zweck der allgemeinen Innervation des einfachen tierischen Körpers zu erreichen, in ähnlicher Weise, wie sie das netzförmige Knochengebälk schuf, und so bei größter Leichtigkeit des Knochens die höchste Festigkeit erreicht hat. Da die erste Netzbildung des Nervensystems in Korrelation zu dem einfachen Bau des tierischen Körpers steht, so müßte man auch sagen können, warum sich dieser einfache Körper zunächst so als Doppelschlauch gestaltet hat und sich bei allen Tierformen immer wieder auf dieser Grundlage aufbaut. Dies aber ursächlich festzustellen, ist unmöglich. Das Tor zur letzten Erkenntnis bleibt uns verschlossen. Auf diesem Tore steht die Dantesche Inschrift: „Lasciate ogni speranza.“ Aber das ist uns kein Tor zur Hölle, vor dem wir zurückschrecken. Mutig und unentwegt schlagen wir auch an dieses Tor, obwohl wir genau wissen, daß, selbst wenn es uns gelänge, dieses Tor zu öffnen, gleich hinter ihm ein neues verschlossenes sich befinden würde. Die mächtige Seelenkraft in dem groß ausgebauten nervösen Zentralisationsapparat des Menschen strebt unermüdlich vorwärts, wie es schon die kleine Seelenkraft in dem winzigen Zentralisationsapparat des niederen wirbellosen Tieres getan hat. Und in diesem Streben wird Nervensystem und Körperform sich weiter ausgestalten. Aber alles Streben und alle weitere Ausgestaltung wird die letzten Rätsel nicht enthüllen. Und es ist gut so, denn das andere wäre der geistige Tod des Menschen.

Literatur-Verzeichnis.

Ariens Kappers, C. U., Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. Haarlem 1920/21. — Derselbe, Phenomena of neurobiotaxis in the optic system. Festschr. f. S. Ramon y Cajal. Bd. I 1922. Ref. Zentralbl. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. 35 p. 64. — Ders., Phenomena of neurobiotaxis in the central nervous system. XVIth International Congress of Medicine. London 1913. Section I. Anatomy and Embryology. — Ascoli, G., Zur Neurologie der Hirudineen. Zool. Jahrbücher. Bd. XXXI. — Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.— Boule, L., Recherches sur le système nerveux central normal du lombric. Le Névraxe Vol. X.—Breslau, H. u. von Voß, H., Das Nervensystem von Mesostoma ehrenbergi (Focke). Zool. Anzeiger. Bd. XLIII. — Bretschneider, F., Die Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zool. Anzeiger. Bd. 41. — Brüel, L., Über das Nervensystem der Heteropoden. 1. Pterotrachea. Zool. Anzeiger. Bd. XLV. 1915. — Cajal, S. Ramon y, Die Struktur des Chiasma opticum nebst einer allgemeinen Theorie der Kreuzung der Nervenbahnen. Übersetzt von J. Bresler. 1899. — Claus, C. und Grobben, K., Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. 1910. — Daneika, D., Das Nervensystem von Ascaris. Ztschr. f. wiss. Zoolog. Bd. LXXXIX. — Delsman, H. C., Der Ursprung der Vertebraten. Eine neue Theorie. Mitt. a. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. 20. — Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Nr. 18—21. Mitt. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. 15. Bd. 1. u. 2. H. 1901. — Edinger, L., Das Cerebellum von Scyllium canicula. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 58. 1901. — Ders., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Abhandlungen d. Senkenberg. Naturf.-Gesellsch. 1888, 1892, 1899. — Ders., Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane etc. 7. Aufl. 1896. — Flechsig, P., Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Leipzig 1876. — Franz, Victor, Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. (Fauna et Anatomia ceylanica, Nr. 13 [Bd. II, Nr. 5].) Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 59. H. 3. 1923. Ref. im Zentralbl. f. d. ges. Neurol. und Psych. Bd. 36. H. 7/8. p. 393. — Froriep, A., Die Entwicklung des Auges. Aus dem Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Herausgegeben von Oscar Hertwig. Bd. IX. — Ders., Über den Ursprung des Wirbeltierauges. Münch. med. Woch. 1906. Nr. 35. — Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. zum 70. Geburtstage von C. Gegenbauer. Bd. 3. 1897. — Gaskell, W. H., On the origin of Vertebrates deduced from the study of Ammocoetes. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXII and XXXIII. — Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung

der Wirbellosen. Leipzig 1898/1901. — van Gehuchten, A., La Moelle Epinière des larves des Batraciens (Salamandra Maculosa). Arch. de Biol. Tom. XV. 1897. — Gerwerzhagen, A., Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen I. Das Nervensystem von Cristatella mucedo Cuv. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII. — Goldschmidt, R., Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala etc. 2. Teil. Ztschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 92. — Haller, B., Über das Zentralnervensystem des Skorpions und der Spinnen. Ein zweiter Beitrag zur Stammesgeschichte der Arachnoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79. — Ders., Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. Ein Beitrag zur stufenweisen Entfaltung dieser bei den Achordaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81. — Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 3. Aufl. Jena 1890. — Hertwig, O. und R., Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Neuromuskelsystems untersucht. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. 13. N. F. Bd. 6 und Bd. 14. N. F. Bd. 7. 1879 und 1880. — Heyman et van der Stricht, Sur le systeme nerveux de l'Amphioxus et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. Memoires couronnées. Acad. Roy. des Sciences de Belgique. 1896. — His, W., Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904. — Holste, G., Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. — Hoffmann, H. C., Morphol. Jahrb. Bd. XXIV. cit. bei Gegenbaur. — Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jenaische Ztschr. f. Naturw. Bd. 45. 1909. — Johnston, J. B., The brain of Petromyzon. Journ. of compar. Neurol. Vol. XII. — Ders., The brain of Acipenser. A contribution to the morphology of vertebrate brain. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. 15. 1901. — Ders., Das Gehirn und die Kranialnerven der Anamnier. (Deutsche Übersetzung von Karl W. Genthe.) Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch. von Merkel und Bonnet. Bd. XI. 1901. — Keim, W., Das Nervensystem von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.) Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Ztschr. f. wiss. Zoologie. Bd. CXIII. — Kenyon, F. C., The brain of the Bee. A preliminary contribution to the morphology of the nervous system of the Arthropoda. Journ. of compar. Neurol. Vol. VI. 1896. — Kinnier Wilson. S. A., The old motor system and the new. Arch. of Neurol. and Psychiatry. Vol. 11. April 1924. — Kleinenberg, N., Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872. — Kolmer, W., Zur Kenntnis des Rückenmarks von Ammocoetes. Anat. Hefte. Bd. 29. 1905. — Krawany, J., Untersuchungen über das Zentralnervensystem des Regenwurms. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Tom. XV. 1905. — v. Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 2. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. 1894. — Lenhossek, M., Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1895. — Mingazzini, G., Über die zentrale Hypoglossusbahn. Experimentelle und anatomische Forschungen. Journ. für Psychol. und Neurol. Bd. 29. — Obersteiner, H., Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane im gesunden und kranken Zustande. 5. Aufl. 1912. — Rádl, Em.,

Neue Lehre vom zentralen Nervensystem. Leipzig 1912. — Retzius, G., Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Untersuchungen. Bd. III. 1892. — Ders., Zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biol. Unters. N. F. 3. 1892. — Ders., Zur Kenntnis des Nervensystems der Daphniden. Biol. Unters. N. F. Bd. XIII. 1906. — Rhode, Histologische Untersuchungen üb. d. Nervensystem von Amphioxus. Zool. Beitr. Bd. 2. 1888. — Sabussow, H., Über den Bau d. Nervensystems von Tricladiden aus dem Baikalsee. Zool. Anz. Bd. XXVIII. — Schaper, A., Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Anatom. Anzeiger. Bd. 9. 1894. — Spitzer, A., Über die Kreuzung der zentralen Nervenbahnen und ihre Beziehungen zur Phylogenese des Wirbeltierkörpers. 1910. — Steche, Otto, Grundriß der Zoologie. Berlin-Leipzig 1922. — van der Vloet, Über den Verlauf der Pyramidenbahn bei niederen Säugetieren. Anat. Anzeiger. XXIX. 1906. — Wolff, M., Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Ein vergleichend physiologischer und anatomischer Beitrag zur Neuronlehre. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. III. 1903. — Ders., Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxus-Rückenmarkes. Biol. Zentralbl. Bd. XXVII. 1907. — Wundt, W., Grundzüge der Physiologischen Psychologie. 6. Aufl. 1908. — Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.

Was die Zeichnungen anbetrifft, die in der vorliegenden Abhandlung gegeben sind, so habe ich sie mit einigen Ausnahmen aus den einzelnen Schriften oder aus Lehrbüchern entnommen und so gut, wie ich es vermochte, wiederzugeben versucht. Dabei habe ich bei einzelnen Skizzen mitunter manches weggelassen, was für die Darstellung von keiner Bedeutung war. Auf der anderen Seite habe ich mitunter einzelne Faserzüge, die in den Abbildungen schwach ausgeprägt waren, etwas stärker hervorgehoben, damit sie deutlich zum Ausdruck kommen. Zuweilen habe ich auch mehrere Skizzen in eine einzige zusammengezogen, weil die Zahl der Zeichnungen aus äußeren Gründen auf das möglichste beschränkt werden mußte.


3 5558 002 650 691

